



TITLE:

水稻の葉群構造と収量性に関する  
生産生態学的研究( Dissertation\_全  
文)

AUTHOR(S):

土屋, 英男

---

CITATION:

土屋, 英男. 水稻の葉群構造と収量性に関する生産生態学的研究. 京都大学, 1993, 博士(農学)

ISSUE DATE:

1993-03-23

URL:

<https://doi.org/10.11501/3066368>

RIGHT:

# 水稻の葉群構造と収量性に関する 生産生態学的研究

1993年

土屋英男

— 目次 —

緒論	1
第1編 種々の栽培条件下における水稻群落の葉層構造と収量性の実証的解析	
序言	3
第1章 作期、栽植様式および栽植密度を変えて栽培した草型の異なる水稻 品種の葉層構造と収量の解析	
第1節 緒言	4
第2節 材料と方法	4
第3節 結果	7
第4節 考察	14
第5節 摘要	17
第2章 作期、栽植密度を変えて単植および混植栽培した稈長の異なる水稻 品種の葉層構造と収量の解析	
第1節 緒言	19
第2節 材料と方法	19
第3節 結果	21
第4節 考察	30
第5節 摘要	32
第3章 基肥窒素量と苗立の密度を変えて乾田直播栽培した水稻の葉層構造 と収量の解析	
第1節 緒言	34
第2節 材料と方法	34
第3節 結果	37
第4節 考察	44
第5節 摘要	45
第2編 水稻葉傾角の物理的改變處理による葉群構造と収量の実験的解析	
序言	47
第4章 並木植えた水稻群落の構造、群落内光環境および収量に与え る葉傾角改變効果	



第1節 緒言	48
第2節 材料と方法	48
第3節 結果	50
第4節 考察	59
第5節 摘要	61
第3編 水稻群落の葉位別の葉傾角と収量性のモデル解析	
序言	63
第5章 葉位別個葉の光合成能力が異なるときの水稻群落の葉群構造の理想型および逆理想型	
第1節 緒言	64
第2節 材料と方法	64
第3節 結果	69
第4節 考察	81
第5節 摘要	83
第6章 水稻の形態および光条件が異なるときのとき的水稻群落の葉群構造の理想型および逆理想型	
第1節 緒言	84
第2節 材料と方法	84
第3節 結果	85
第4節 考察	107
第5節 摘要	110
結論	112
引用文献	114
附 登熟期の水稲群落において光合成が最大および最小となるときの葉傾角を決定するモデル（フォートラン77によるプログラム）	125
本論文に関する公表済文献	141

## 緒論

我国の水稲農民にとって、日常の栽培管理において稲の姿に常に注意することが、多収穫を得るために最も肝要なことの一つであった<sup>55)</sup>。日々の稲の草姿や葉色から稲体の要求するものを読み取り、経験から得た『理想的な稲の姿』に近づけるべく、栽培努力に精出したことであろう。稲の姿、すなわち水稻の群落構造と、収量性とは何らかの関係が存在するであろうことは、栽培過程の中で古くから認識されていたであろうことは想像に難くない。

水稻に限らず作物には、それぞれ固有の歴史があり、それは技術的、科学的な歴史であるとともに、社会との係わりの歴史であったとされている<sup>13)</sup>。作物の改良は人類の食料を質的、量的に豊富にすることを目指して、その栽培の過程や育種事業の中で推進されてきた。水稻の場合、野生状態のイネから脱粒性が取り除かれ、発芽、出穂、成熟などの生育が個体間、内で揃えられ、穀実の全生育量に占める割合が大きくなるなど、人類にとって有利な方向への改良が行われてきたであろうことが推測されている<sup>87)</sup>。稲の草姿については、歴史的に改良された変遷過程は認められるものの、それらは他の有用形質の変化に付随して変化したと考えられるもので、草姿そのものを直接的な改良すべき性質としてとらえたのは、比較的新しいことのようにである。我国で、主として耐倒伏性増大を目的とした短稈化の育種が推進されたのは昭和初期に至ってであり<sup>157)</sup>。物質生産増大のために葉群構造の改良が重要視されてきたのは、その裏付けとなる理論面での発展が見られた1950-60年頃からのようである<sup>21)</sup>。この葉層構造への着目は、稲体の乾物のほぼ90%を構成する炭水化物<sup>132)</sup>の生産効率に葉群構造が大きく関係することが明らかになって以来である。現在、我国では食生活等の社会的変化に伴って水稻の収量増の社会的要求度が後退してきてはいるが、食糧の将来的な供給を世界的見地で捉えた場合、作物生産増大のための葉群構造の改良は、いまだ最重要課題の一つと言えよう。これまでの研究成果は、水稻の葉群構造と収量との関連性に関してかなりのことを明らかにしてきているが、圃場における実証的研究では、設定された水稻の栽培条件は限定的な場合が殆どであり、数多くの条件を包括的に捕らえた研究は数少ない。実験的研究においては、その技術的な困難さのためにデータの蓄積は少ない。理論的研究においては、典型的に異なる少数の葉群構造を比較した研究が殆どであり、乾物生産に最良の葉群構造（理想型草姿）を示した例は未だ見られない。

本研究は、年平均数%ずつ生産量が增大しており<sup>94)</sup>、将来、需要がさらに増大し、作付けが世界レベルでさらに拡大することが必至の水稲<sup>88)</sup>について、その草姿、特に物質生産と最も関連の深い葉身の着生形態並びに葉群の幾何学的構造と収量性との関係の、上に述べた未解決の問題について、実証的、実験的および理論的の各側面から一考察を試み



ようとするものである。

本論文を記すに当って、機を得た御鞭撻と暖かい御指導を賜った京都大学教授堀江 武博士に深甚なる謝意を表する。

第1章～第3章をまとめるに当り、数多くの御援助を賜った鳥取大学木下助教授、第4章をまとめるに当り、共同研究を快くお受けいただいた京都大学名誉教授黒岩澄雄博士、第5、6章のフォートランプログラムの作成に御尽力いただいた神戸大学助教授市橋秀樹博士の方々に心より御礼申し上げる。

著者の研究に細部にわたり御指導いただいた恩師、京都大学名誉教授渡部忠世博士、前京都大学教授栗原 浩博士、山口大学教授森脇 勉博士、農林水産省北陸農業試験場高見晋一博士、京都大学田中耕司助教授の方々に深く感謝申し上げます。

著者の前の職場において、本論文をまとめるに当り様々な御便宜を賜った京都大学教授行永寿二郎博士に御礼申し上げます。

## 序言

水稻を含めて、作物の群落の構造の解析は、収量性、群落内環境、雑草などに対する競争、病気などとの関連について試みられたものが多い。これらは、かつては栽培事例的、記述的な研究が多数を占めていた。これら過去に蓄積されたデータを統計的に整理し考察した実証的研究は未だ数は少ない。また、圃場実験的研究およびこれらの裏付けとしての理論的研究は比較的近年になって発展してきたものである。これらの研究は、相互に有用な情報を提供し、刺激を与えながら同調的に発展すべきものと考えられる。

本編では、まず、様々な栽培条件下における圃場の水稻群落における葉層構造と収量性との関連について解析しようとするものである。従来、この種の解析には個々の実験例について解析されたものが殆どであり、その結果を一般化することは通常、困難であった。これは、数多くの事例をまとめて解析するのに適した手法を見いだすことが困難であったことに起因する。近年、コンピュータの発達により多大かつ複雑な情報を総合的・合理的にまとめ、解析する手法が比較的利用され易い状況になってきた。その一つとして多変量解析法が、各分野で利用されつつある。様々な栽培事例のもとで得られた葉層構造と収量のデータは、一種の多変量データと見なすことができる。ここでは葉層構造と収量性との関連を、多変量解析法のうち因子分析法を、より解析の目的に合致するよう改良して適用することにより、葉層構造と収量性との関連性について、より一般化した結論を実証的に見いだすことを試みたものである。



第1章 作期、栽植様式および栽植密度を変えて栽培した草型の異なる水稻品種の葉層構造と収量の解析

第1節 緒言

水稻群落における葉群の構造、すなわち葉身の空間的配置やその角度および量などは、個葉の光合成能力とともに子実生産にとってきわめて重要な意義を有する<sup>85, 102)</sup>。松島らは栽培の立場から稲の生育の理想型について追求した<sup>76, 77)</sup>。育種学の分野においても草型は重要な研究対象とされている<sup>49, 102, 135, 137)</sup>。葉群の分布状態は葉身の長さや色つやなどとともに肥培管理や収量予測の指標として直観的に把握されることが多い。水稻やソルガムなどで、草型に関する諸形質および栽培環境条件と群落の物質生産との関係の数式モデルによる検討が試みられている<sup>12, 27, 46, 58, 79, 107, 124, 140)</sup>。また、草型の違いを定量的に表した試みも幾つかみられる<sup>83, 141)</sup>が、現在のところ簡便で汎用的な表示法が確立されているとは言い難い。

本研究は品種の草型、作期、栽植密度および栽植様式を異にした水稻群落において、はじめに葉身の垂直分布について統計的手法による定量化の可能性を検討した。ついで群落を層別刈取して得られた情報を群落の量的、質的2側面に分解し、地上部重(量的側面)と各葉層重の全葉重に占める割合の垂直分布(葉層構造:質的側面)および子実収量の3者間の相互関係、そのうち特に後2者間の関係に重点をおいてこれらを明らかにしようとした<sup>11)</sup>。

第2節 材料と方法

1. 解析データ

解析に用いた圃場実験のデータは木下<sup>59, 60)</sup>が1968年に得たものである。以下にその実験材料および耕種概要を示した。

水稻品種ヤマホウシ(穂重型)を正条植で、同じく近畿33号(穂数型)を正条植および並木植で1968年に鳥取大学農学部附属農場において栽培した。両品種とも早植(播種日:4月20日)、普通植(5月20日)および晩植(6月20日)の3作期で栽培し、それぞれに密

注1) この解析には収量をその構成要素に分解し、群落内の環境要因もより細かく考慮して解析するのが理想的であるが、ここでは、葉層構造と収量との関係の概略を知ることにより主眼を置き、両者間の表面的な関係に絞って解析を進めた。

植(40株/m<sup>2</sup>)、標準植(20株/m<sup>2</sup>)および疎植(10株/m<sup>2</sup>)の3栽植密度水準を設けた。試験区数は54であり、それぞれ2反復とした。正条植の条間、株間はともに密植で15.8 cm、標準植で22.4 cm、疎植で31.6 cmであり、並木植はそれぞれ22.4 cm×11.2 cm、31.6 cm×15.8 cmおよび44.7 cm×22.4 cmの、畦間と株間の割合を2:1とした。また、いずれも栽植本数は1本植とし、移植時の葉齢は第7葉期であった。施肥量はいずれの区も同様に基肥として10a当たり窒素10 kg、リン酸6 kg、カリ9 kgを、穂肥(減数分裂期追肥)として窒素2 kgをそれぞれ施用した。

分げつ盛期、幼穂形成期、出穂期および成熟期の4生育時期に、各試験区1反復につき0.5m<sup>2</sup>ずつ、群落の高さを5等分して層別刈取を行い、乾燥後各層の葉身重を測定した。

2. 解析方法

前述の木下のデータより、全葉重に対する各層の葉重割合(以下葉重割合と略記する)を求め、これを変量とし、品種、栽培条件、反復および生育時期を込みにして主成分分析を行った。すなわち変量数は5であり、標本単位数は4種類の栽培要因と4生育時期および2反復を込みにした葉重割合の合計数216である。計算は京都大学大型計算機センターにおいてSPSS(Statistical Package for the Sosial Science)<sup>80)</sup>で行った。主成分

Table 1-1. Factor loadings, eigenvalue, and cumulative percentage of variance of the first (Z<sub>1</sub>), second (Z<sub>2</sub>) and third (Z<sub>3</sub>) principal components.

Leaf stratum	Principal component		
	Z <sub>1</sub>	Z <sub>2</sub>	Z <sub>3</sub>
No.			
1	0.86	0.42	0.10
2	0.93	-0.15	-0.18
Factor Loading			
3	-0.16	-0.97	-0.02
4	-0.95	0.12	0.26
5	-0.86	0.31	-0.39
Eigenvalue	3.28	1.25	0.26
Cumulative % of variance	65.42	90.46	95.72

Stratum 1 is the highest leaf stratum and 5 is the lowest.



分析によって得られた第1, 第2および第3主成分の因子負荷量, 固有値および累積寄与率を示すと第1-1表のようになった。葉層の番号は1が最上層を, 順次下がって5が最下層をそれぞれ表わす。第1主成分の寄与率は約65%, 第2主成分については約25%でこの両者の合計値で約90%となった。第1, 第2両主成分における各変量の分布を示すと第1-1図のようになった。図中, 実線の横軸は第1主成分, 縦軸は第2主成分を示し, 数値は葉層の番号を表わす。葉層1と2はいずれも第1主成分の近くに位置し, それらの因子負荷量は約0.9であった。葉層4と5についても同様で, それらの因子負荷量は-0.9であった。従って両群は互いに第2主成分に関してほぼ対称の位置に存在した。葉層3については第2主成分軸の近くに位置し, その因子負荷量は約-1.0となった。以上の傾向に基づき第1および第2主成分の表わす意義について推定すると, 第1主成分は葉重割合が上層で増大し下層で減少する程度を, 第2主成分は中層の占める葉重割合の小ささの程度を表わすこととなる。さらに両主成分軸が直交することから, 葉重割合が上層または下層のいずれかで卓越することと, 中層で変動することとは互いに独立した現象であると推定された。また, 葉層1が2に比べて, 5が4に比べていずれも第1主成分軸からより離れ, かつ第2主成分の得点に関して葉層1, 5は2, 4に比べて第2主成分の影響をより強く受け, 葉層3と逆の傾向をもつことがうかがわれる。すなわち, 葉重割合が中層において減少または増大すると, その分だけ最上および最下層において逆に増大または減少するといえる。これらのことより, 葉重割合の上層または下層への集中程度をよりの確に表現する変量の代表として葉層2および4を, また中層への集中程度に関しては葉層3を, それぞれ選択すると良いと考えられる。そこで, 第1, 第2両主成分平面において第1主成分軸を葉層2と4に, 第2主成分軸を葉層3に近づけるように, 以下の手順で直交変換を行った。

バリマックス法, コーティマックス法など通常用いられている主成分軸の回転方法では, 寄与率などをもとにして各変量ごとに重みづけをし, 因子負荷量行列の各行, 各列を最も単純化するように回転角度が決定される。しかし各変量の重みづけをするにあたって, 相関の類似度に従って分類した変量群やその群内の各変量の収量性などに対する重要度が, 必ずしも寄与率と比例的な関係にあるとはみなし難い。因子負荷量にみられる傾向が同様

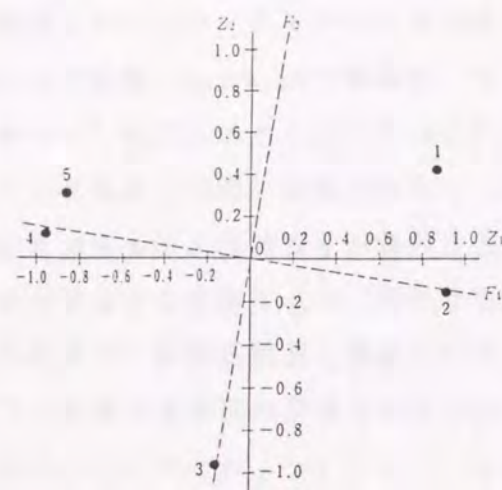


Fig. 1-1. Scatter diagram of 5 variables, i.e., 5 leaf strata on the first ( $Z_1$ ) and second ( $Z_2$ ) component plane.

The numeral beside the dot denotes the leaf stratum number as in Table 1-1. Solid and broken lines are the axes of principal components and those of factors after the rotation, respectively.

であったとしても, 栽培法が違うことによって主成分の順位が交代した例もみられる<sup>119)</sup>。さらに, 因子負荷量行列の単純化が必ずしも収量性などを考える上で容易に解釈し得る因子軸を与えるとは言えないであろう。軸の回転は, 作物学的に重要な要素を表現するのに最も妥当と推定される重みづけを各変量に対して行い, 解釈上最も無理の少ないと考えられる変量群が各因子に抽出されるように行われるべきである。

以上の考えを, A, B 2つの主成分の張る平面上の回転に適用すると以下のようになった。回転によってA, B各軸を近づけるべき変量群を全変量の中から選択し, それぞれを  $i$  ( $1, 2, 3, \dots, p$ ),  $j$  ( $1, 2, 3, \dots, q$ ) とする。因子負荷量ベクトル ( $\begin{smallmatrix} A \\ B \end{smallmatrix}$ ) が直交変換による回転後 ( $\begin{smallmatrix} A' \\ B' \end{smallmatrix}$ ) になったときの,  $i$  の  $A'$  得点および  $j$  の  $B'$  得点をそれぞれ  $\alpha_i, \beta_j$  だけ重みづけした平方和を  $f(\theta)$  とすれば,

$$f(\theta) = \sum_{i=1}^p (\alpha_i A'_i)^2 + \sum_{j=1}^q (\beta_j B'_j)^2 \\ = \sum_{i=1}^p (\alpha_i A_i \cos \theta + \alpha_i B_i \sin \theta)^2 + \sum_{j=1}^q (-\beta_j A_j \sin \theta + \beta_j B_j \cos \theta)^2 \dots \dots (1)$$

回転後のA, B各軸に  $i, j$  がそれぞれ最も近づくのは  $f(\theta)$  が最大になるときとなる。

ここで

$$x = \sum_{i=1}^p (\alpha_i A_i)^2 + \sum_{j=1}^q (\beta_j B_j)^2, \\ y = \sum_{i=1}^p \alpha_i^2 A_i B_i - \sum_{j=1}^q \beta_j^2 A_j B_j, \\ z = \sum_{i=1}^p (\alpha_i B_i)^2 + \sum_{j=1}^q (\beta_j A_j)^2$$

とおき,

$$\varepsilon = \tan^{-1}(x-z)/2y$$

とすれば,

$$f(\theta) = \sqrt{(x-z)^2/4 + y^2} \cdot \sin(2\theta + \varepsilon) + (x+z)/2$$

となる。すなわち  $f(\theta)$  が最大となるのは

$$\theta = 45 - \varepsilon/2 \text{ (度)} \dots \dots \dots (2)$$

である。

### 第3節 結果

#### 1. 主成分軸の回転



本実験においては、上記の式(1)においてAを第1主成分、Bを第2主成分、変量  $i$  を葉層2および4、 $j$ を葉層3とした。葉層2は群落における上位の葉層、4は下位の葉層、3は平均的最大葉層(第1-2図参照)を、それぞれ代表する。これら3つの葉層の葉群垂直分布を表現する上での重要度が、ここでは同程度であるとみなし、その重みづけを  $\alpha_i = \beta_j (=1)$  とした。このとき、 $\theta$  は式(2)より約 $-8.62$ 度となった。この回転後の軸を、第1-1図に破線で示した。回転後の両因子の負荷量、固有値および累積寄与率を示すと第1-2表のようになった。ここで両因子のうち固有値の大きい方を  $F_1$ 、小さい方を  $F_2$  で表わすと、因子負荷量は回転前に比べて  $F_1$  で葉層2および4の、 $F_2$  で葉層3の絶対値がそれぞれ大きくなり、逆に  $F_1$  の葉層3、 $F_2$  の葉層2および4の値が0に近くなった。以下では  $F_1$ 、 $F_2$  の因子負荷量より算出した各標本単位の因子得点を用いて解析を進めた。

## 2. $F_1$ 、 $F_2$ の得点と葉層構造との関係

全標本(216)の中から葉重割合の垂直分布(以下葉層構造と呼ぶ)が異なる代表例を、 $F_1$ 、 $F_2$  がそれぞれ1または-1に近い得点の標本4つについて、第1-2図に実線で示した。破線は全標本を平均した葉層構造(両因子の得点はともに0)について示したものである。 $F_1$ 、 $F_2$  がともに大きい標本(図中のA)は葉層1、2および3に、 $F_1$  が大きく  $F_2$  が

Table 1-2. Factor loadings, eigenvalue and cumulative percentage of variance of the first ( $F_1$ ) and second ( $F_2$ ) factors obtained after the rotation of the principal component axes on these component plane.

	Leaf stratum No.	$F_1$ factor	$F_2$ factor
Factor loading	1	0.78	0.55
	2	0.95	0.01
	3	-0.02	-0.98
	4	-0.96	-0.02
	5	-0.90	0.18
Eigenvalue		3.23	1.30
Cumulative percentage of variance		64.61	90.53

Numbering of strata is the same as in Table 1-1.

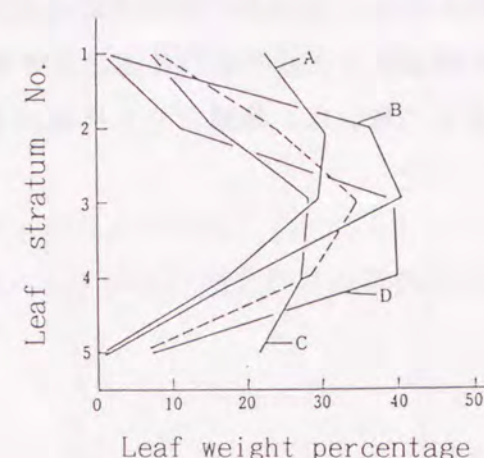


Fig. 1-2. Representative models of vertical distributions of leaf weight percentage to total leaf dry weight in rice.

Stratum numbers are the same as in Table 1-1. These distributions are from plots of which  $F_1$  and  $F_2$  scores are nearest to 1 or -1 of all plots, i.e., ( $F_1$ ,  $F_2$ ) scores of A, B, C and D are (1.12, 1.22), (0.68, -1.20), (-1.01, 1.15) and (-0.92, -1.06), respectively. The broken line is the average distribution of all treatments, that is, its  $F_1$  and  $F_2$  scores are both 0.

小さい標本(B)は2および3に、 $F_1$  が小さく  $F_2$  が大きい標本(C)は3、4および5に、 $F_1$ 、 $F_2$  がともに小さい標本(D)は3および4に、それぞれ密度の高い葉層があることが認められる。全標本を込みにして、 $F_1$ 、 $F_2$  の各得点と各層の葉重割合との直線回帰を求め



た結果、 $F_1$ の得点が1だけ増加すると葉重割合は葉層2で約9.2%増大し、葉層4では約11.4%減少した。また $F_2$ の得点が1だけ増加すると葉層3の葉重割合は約5.3%減少することが判明した。

### 3. $F_1$ , $F_2$ の生育に伴う推移

各処理区の $F_1$ ,  $F_2$ の各生育時期における得点を示すと第1-3図のようになった。 $F_1$ は作期の違いにかかわらず幼穂形成期以降増大し、生育が進むにつれて上層ほど葉重割合が大きくなった。 $F_2$ は概して分けつ盛期および幼穂形成期には0に近い値を示し、出穂期にはそれよりさらに小さい値を示すが成熟期には逆に大きくなった。このことは分けつ盛期から幼穂形成期にかけて中層の葉重割合が全層別刈取データの平均的な値で推移するのに対し、出穂期にはそれが一旦増大した後、成熟期に再び幼穂形成期以前の値（早植区）、あるいはその値以下（普通植区、晩植区）にまで減少することを意味する。このような出穂期の群落中層にみられる葉重割合の増大は、晩植よりも早植および普通植で、またヤマ

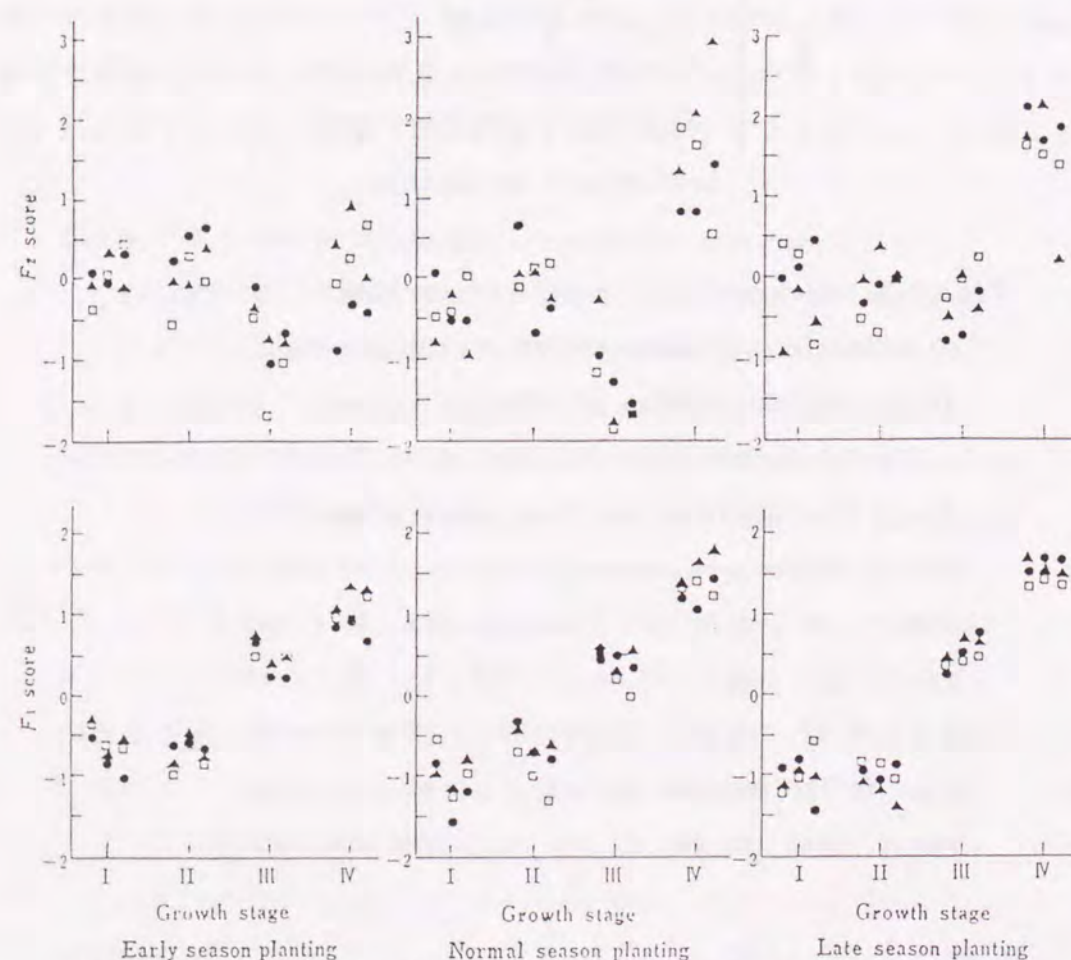


Fig. 1-3. Scores of the first ( $F_1$ ) and second ( $F_2$ ) factors at four growth stages.

Of the three columns at each growth stage, the left column shows the score of Yamahoushi planted in square, the middle, Kinki No. 33 planted in square, and the right, Kinki No. 33 planted in row. I, II, III and IV indicate the active-tillering, young panicle formation, heading and maturity stages, respectively. ●, High density; ▲, Normal density; □, Low density.

ハウシよりも近畿33号で顕著であった。 $F_1$ ,  $F_2$ の得点は、いずれも作期が異なっても生育時期が同じであればほぼ近似した値を示し、栽植密度や栽植様式との関連については明瞭ではなかった。

### 4. 収量

各区の精玄米収量は第1-3表に示したとおりで、その順位は作期に関しては早植>普通植>晩植、栽植密度に関しては密植>標準植>疎植となった。また栽植様式、品種に関してはその順位が作期によって異なり、早植および普通植で正条植近畿33号>並木植近畿33号>ヤマハウシ、晩植で正条植近畿33号>ヤマハウシ>並木植近畿33号となった。分散分析の結果、収量は作期および栽植密度について0.1%水準で有意差が、また作期と栽植密度との間には2%水準で有意な交互作用が認められ、晩植になるほど密植と疎植との収量差が拡大した。

### 5. $F_1$ , $F_2$ の得点と地上部重との関係

各生育時期における $F_1$ ,  $F_2$ の得点と地上部重との相間を作期、品種および栽植様式ごと

Table 1-3. Yields of hulled rice (kg/10a).

Cropping season	Planting pattern	Variety	Density			Average
			High	Middle	Low	
Early	Squ.	Yamah.	547.9	529.6	519.6	532.4
		Kinki.	572.3	566.5	522.9	553.9
	Row.	Kinki.	591.5	555.9	480.6	542.7
		Average	570.6	550.7	507.7	543.0
Normal	Squ.	Yamah.	511.1	455.3	429.8	465.4
		Kinki.	508.5	483.3	432.6	474.8
	Row.	Kinki.	535.8	460.1	427.0	474.3
		Average	518.5	466.2	429.8	471.5
Late	Squ.	Yamah.	436.8	362.1	305.9	368.3
		Kinki.	484.9	377.3	295.6	385.9
	Row.	Kinki.	421.6	311.3	299.9	344.3
		Average	447.8	350.2	300.5	366.2

Squ., Square planting; Row., Row planting; Yamah., Yamahoushi; Kinki., Kinki No. 33.



に算出すると、全72例のうち20%水準で有意だったのが15例、このうち5%水準では4例しか認められなかった。このことより、本実験では同一生育時期における葉層構造と地上部重の影響および葉層構造の影響の2つに分けて個別に解析することにした。

## 6. 各生育時期の地上部重と収量との関係

各生育時期の地上部重と精玄米収量との単相関係数を栽植密度、反復を込みにして作期、品種および栽植様式ごとに示すと第1-4表のようになった。ここでは有意水準を20%とした。両者の相関係数はすべての区で正となり、大半が有意となった。従って各生育時期において地上部重が大きいほど収量は有意に高いといえる。このうち早植の両品種および晩植の並木植では有意性が比較的低く、収量と地上部重との関連性がより小さいことが推察された。

## 7. $F_1$ , $F_2$ の各得点と収量との関係

正条植ヤマハウシ、正条植および並木植近畿33号のそれぞれについて、栽植密度と反復を込みにして各生育時期の $F_1$ ,  $F_2$ の各得点と精玄米収量との相関を求めた結果を、第1-5表に示した。ヤマハウシは、分けつ盛期の $F_1$ ,  $F_2$ と収量との相関は普通植、晩植では有意ではないが、早植では $F_2$ と正の有意性が認められた。すなわち早植では分けつ盛期の中層の葉重割合がより小さい場合に収量は大となった。幼穂形成期には早植および普通植で有意性が認められ、いずれも $F_1$ が大、すなわち上層の葉重割合が大きいほど収量は大となった。出穂期には早植で $F_1$ ,  $F_2$ がともに大、すなわち葉重割合が上層で大きく中層で小さいほど収量は大となった。成熟期には早植で $F_2$ が小、すなわち中層の葉重割合が大きいほど収量は大となった。このようにヤマハウシは早植では幼穂形成期や出穂期に上層に、また成熟期には中層に、それぞれより多くの葉が集中する葉層構造が収量にとって有利となることが判明したが、普通植および晩植では収量と葉層構造との間に一定の関係は見出されなかった。

近畿33号は、分けつ盛期には早植の正条植で $F_1$ が小、すなわち下層の葉重割合がより大きい方が、また晩植の並木植で $F_1$ が小で $F_2$ が大、すなわち葉重割合が下層で大きく中層で小さい方が収量は大となり、その他の区では分けつ盛期の葉層構造と収量との間に有意性は認められなかった。幼穂形成期には普通植の正条植でのみ有意性が認められ、 $F_1$ が大、すなわち、上層の葉重割合が大きい方が収量は大であった。

出穂期には早植の正条植で $F_2$ が大、すなわち中層の葉重割合が小さい方が、また普通植の正条植では $F_1$ の値が大、すなわち上層の葉重割合が大きい方が、さらに晩植の正条植で $F_2$ が小、すなわち中層の葉重割合が大きい方が、それぞれ収量は大となった。成熟期には早植にだけ相関に有意性が認められ、正条植で $F_1$ が大、すなわち上層の葉重割合が大きい方が、同じく並木植で $F_2$ が小、すなわち中層の葉重割合が大きい方が、それぞれ収量は大

Table 1-4. Correlation† between yield (hulled rice) and top dry weight at each growth stage.

Growth stage	Early season planting			Normal season planting			Late season planting		
	Squ. Yamah.	Squ. Kinki.	Row. Kinki.	Squ. Yamah.	Squ. Kinki.	Row. Kinki.	Squ. Yamah.	Squ. Kinki.	Row. Kinki.
Active-tillering	0.51	0.44	0.78#	0.91*	0.63+	0.91*	0.90*	0.97***	0.16
Young panicle formation	0.67+	0.65+	0.49	0.90*	0.77#	0.87*	0.89*	0.92**	0.73+
Heading	0.50	0.74#	0.52	0.83*	0.65+	0.84*	0.97**	0.92**	0.60
Maturity	0.51	0.85*	0.73+	0.85*	0.79#	0.85*	0.86*	0.88*	0.42

† Calculated with density levels and replications pooled, i.e.,  $d.f.=4$ .

The abbreviations are the same as in Table 1-3.†, #, \*, \*\* and \*\*\* Significant at the 20%, 10%, 5%, 1% and 0.1% level, respectively.

Table 1-5. Correlation between yield (hulled rice) and the first ( $F_1$ ) or second ( $F_2$ ) factor score at each growth stage.

Growth stage	Factor	Early season planting			Normal season planting			Late season planting		
		Squ. Yamah.	Squ. Kinki.	Row. Kinki.	Squ. Yamah.	Squ. Kinki.	Row. Kinki.	Squ. Yamah.	Squ. Kinki.	Row. Kinki.
Active-tillering	$F_1$	0.57	-0.63+	-0.49	0.09	-0.49	-0.24	0.19	0.34	-0.90*
	$F_2$	0.91*	0.15	-0.05	0.23	0.50	-0.01	-0.20	-0.14	0.80#
Young panicle formation	$F_1$	0.85*	0.26	0.00	0.63+	0.82*	0.45	-0.22	-0.33	0.30
	$F_2$	-0.07	-0.22	0.60	0.31	-0.57	-0.47	0.30	0.15	0.33
Heading	$F_1$	0.66+	0.36	-0.20	0.35	0.89*	0.45	0.07	0.11	0.10
	$F_2$	0.82*	0.83*	0.03	0.37	0.39	0.05	-0.15	-0.71+	-0.36
Maturity	$F_1$	-0.04	0.63+	-0.29	0.18	-0.21	0.19	0.41	0.46	0.17
	$F_2$	-0.74#	0.17	-0.76#	-0.27	-0.07	0.16	0.43	0.06	0.25

The abbreviations are the same as in Table 1-3. The calculation of correlation and symbols of significance levels are the same as in Table 1-4.



となった。以上のように近畿33号では概して葉層構造と収量との相関は並木植よりも正条植で高い傾向にあり、特に後者については出穂期に有意となる例が多く認められた。

#### 8. 収量と葉層構造および収量と地上部重との両相関と葉重との関係

これまでに述べてきた収量に対する地上部重の影響および葉層構造の影響のうち、どちらの影響がより大きいかについては、群落の葉量により結果が異なることが予想される。そこで同一生育時期におけるこれらの相関<sup>注2)</sup>について、収量と葉層構造( $F_1$ ,  $F_2$ の各得点)に有意な相関(第1-5表)が認められる区(A)、収量と地上部重に有意な相関(第1-4表)が認められる区(B)、およびどちらも有意でない区(C)の3組に分類した<sup>注3)</sup>。ついで各区の1 m<sup>2</sup> 当たり葉重についてそれぞれの組平均値を第1-6表に示した。その結果、分けつ盛期ではAの組がBよりも葉重が若干小さい傾向を示したが、幼穂形成期以降はAがBよりもつねに葉重が大であった。

#### 第4節 考察

軸回転後の因子負荷量(第1-2表)の絶対値は回転前(第1-1表)に比べて葉層2、4の $F_1$ および葉層3の $F_2$ のいずれの値も大きかったことから、当初の回転の意図は満足されたといえる。因子得点と葉層構造との関係(第1-2図)からも同様のことが推察された。これらの結果より、本実験で用いた手法で得られた因子( $F_1$ ,  $F_2$ )は、水稻群落の葉層構造を表わすのに有効な指標となりうる可能性が認められる。葉層構造の生育時期に伴

注2) 一つの生育時期には、作期、品種および栽植様式の異なる合計9区において、相関がそれぞれ求められている。

注3) 収量が葉層構造、地上部重のどちらとも有意な相関をもつ場合には、相関のより高い方の組に分類した。

う推移および品種間差異について考察すると、 $F_1$ の得点の推移からいずれの区も幼穂形成期以降、生育時期が進むにつれて上層で葉重割合が大きくなる傾向が認められた(第1-2図)。これは出穂期に節間が急激に伸長することや下葉が徐々に枯れ上がることなどの一般的な稲の生育の推移を反映したものと考えられる。早植の成熟期のように例外もあるが、概して同一生育時期の $F_1$ ,  $F_2$ の得点は作期が異なってもほぼ等しいことにより、水稻群落は大すじにおいて暦日の違いに左右されることなく特定の生育時期に決まった葉層構造をもつものといえる。本実験の範囲では、 $F_1$ ,  $F_2$ 両得点は栽植密度の変化に対して一定の傾向を示さなかった。これは、栽植密度が株当たり茎数には大きく影響したものの、個々の茎の高さや葉身の着生位置には影響が比較的小さかったために、栽植密度による葉層構造の変化は小さくなったのではないかと推察される。

林ら<sup>19)</sup>は、水稻品種の草型の差異が顕著となるのは出穂から登熟前期にかけてであるとしている。本実験でも同様にヤマホウシ、近畿33号両品種間で葉層構造の差異が顕著であったのは出穂期であり、前者は後者に比べて中層の葉重割合が小さくなった(第1-3図)。これは、前者の葉身が後者に比べて垂れ気味であるために、節間伸長後下位葉の中層に占める量が後者よりも小さかったことを示すものと推測される。しかしこの差異は晩植では認められなかった。

葉層構造と収量との関係を、地上部重と収量との関係と対比させつつ両品種をまとめて各生育時期ごとに考察する。一般に、水稻は初期生育が促進された方が収量に有利であるとする見方<sup>76, 129, 134)</sup>と抑制された方が結果的に有利になるとする見方<sup>32, 55)</sup>があるが、本実験で分けつ盛期の地上部重と収量との相関を検討した結果、収量は概して早植ほど初期生育量と関係をもたず、逆に晩植ほど初期生育量の大きい方が有利であった(第1-4表)。しかし地上部重と収量との相関に有意性の認められなかった区では葉層構造と収量との相関に有意性が認められ(第1-5表)、葉重割合が下層で大きく中層で小さいほど収量が大となった。分けつ盛期には株が開張し株内の各茎長が不揃いで葉量も少ないことを考慮すると、葉身がより水平的で立体的に配置した下層集中型の葉層構造の方が収量にとって有利であったものと推察される。すなわち、水平的な葉身は株から離れた位置の光をより多く受けとめやすく、また下層に多くの割合の葉が存在しても葉量が少ないため相互しゃへいは小さいと考えられるからである。とくに葉重の小さい区においてこの傾向が大きい(第1-6表)ことから、分けつ盛期には地上部が小さく孤立的な株であるほどこの傾向の顕著なことが推察される。実際、この時期には葉層構造と収量との間に有意な相関が多く認められた早植の正条植では普通植および晩植に比べて1株地上部重が小さかった。一方、早植の並木植で有意性が認められなかったのは、並木植では生育の初期から隣接株による影響を受けやすいため株の孤立性が小さいことによるものと推測される。

幼穂形成期には下葉が元気で株は開張型となり葉先が常に上向きかげんの草姿が良いとする見方がある<sup>55)</sup>。本実験では早植および普通植のヤマホウシと普通植の正条植近畿33



号の3区において、上層の葉重割合が大きい葉層構造であるほど収量が大きくなった。上層に葉重割合が集中することは、この時期に節間が伸長していないことを考慮すると、各茎に着生する葉の先端が下位の葉も含めて草冠部で比較的揃っている状態を示すものと考えられる。すなわちこれらの3区では前述の見方で良いとされる草姿に近いほど、収量は大きくなったものといえよう。この傾向は、この時期の地上部重が比較的小さかった晩植の両品種や普通植の並木植近畿33号では認められず、収量は第2-4表で示したように、葉層構造に関係なく地上部重が大きいほど大であった。一方、この表には、前述の3区においても収量が地上部の大きさに影響されていたことが示されている。しかしながらこの3区において  $F_1$ 、 $F_2$  の得点と地上部重との間には早植のヤマハウシの  $F_1$  で10%水準で有意な相関が認められたが他の2区では有意な相関が認められなかった。以上の結果をまとめると、幼穂形成期にはほとんどの区で収量が地上部の大きさに影響を受けたが、地上部の発達が良好であった区では、これとは独立的に葉層構造の影響も受けたことが示唆される。出穂期には上位5葉が青々としており、葉身が他の株の葉身と入り混じって立体的に水田一面に拡がり、互いに具合良く配列されている状態が良いとする見方がある<sup>55)</sup>。松島ら<sup>77)</sup>、岩下<sup>47)</sup>、田中ら<sup>128)</sup>、神田ら<sup>54)</sup> はいずれも、登熟期の水稻群落は葉身が直立的である場合に収量を増大させるのに有利となったことを報告している。本実験では早植のヤマハウシおよび早植と普通植の正条植近畿33号で、葉重割合が上層で大きく中層で小さい方が収量は大きくなった。著者の別の実験<sup>139)</sup>によると、水稻群落の葉身は直立化した方が上、中層で葉重が大となり、上層では止葉およびその直下の葉が、中層では止葉より2、3枚下の下位葉が、それぞれ大半を占めていたことが明らかとなっており、本実験で収量の高かった葉重の上層集中型の区は、上位葉だけがより直立的であったことがこのことより推定される。これは松島らや田中らなどの指摘に近いものであり、Kuroiwa<sup>71)</sup> の理論的結果とも一致する。以上のように、幼穂形成期および出穂期には、収量と葉層構造との相関は早植や普通植で高く、晩植で低い傾向にあった。これは両時期における地上部重が後者に比し前者でより大きかったことに起因すると推察される。第1-6表で、Aの組がBの組に比べて両生育時期葉量が大であったことがこれを裏付けているといえる。以上の傾向は、葉面積指数が大きいときには葉身が直立的である方が物質生産上、有利であることを導いたSaeki<sup>107)</sup> の理論に一致するものと考えられる。

成熟期には上位3、4葉が健全である草姿が望ましいとする見方がある<sup>55)</sup>。角田<sup>136)</sup> は登熟期間に葉枯れが早く葉面積指数の低下が大きい場合には、葉が横になびく方が多収となる可能性があることを指摘している。一方、津野<sup>133)</sup> は登熟後期における受光態勢は収量にとってあまり問題とはならないとしている。本実験では成熟期の葉層構造と収量との相関が有意であったのは早植区のみであり、正条植の近畿33号では葉重割合が上層でより大きい場合に、またヤマハウシと並木植近畿33号では中層でより大きい場合にそれぞれ収量が大きくなった。後2者の場合、収量が大きかった区では下葉の枯れ上がりが小さいため

に中層に多く葉が残存していたのではないかと推測される。同様に第1-6表で成熟期にAの組がBの組に比べて葉重の大きかったのは、この下葉の寄与によるところが大きかったものと推測される。

以上のことより、水稻は晩植などの栽培条件のために地上部が小さい群落では葉層構造にとらわれることなく、稲体を大きくすることで収量を増大させる可能性が高く、一方早植などのために地上部が大きく葉の繁茂度の高い群落では、さらに地上部を大きくするよりも、むしろ葉層構造を育種的に改良したり栽培的に調節する<sup>100)</sup> ことによって収量を増大させる可能性が高いものといえよう。とくに後者については、分けつ盛期では葉身が水平的な、また幼穂形成期および出穂期には上位の葉身がより直立的な葉層構造が収量にとって有利であったように、目標とすべき葉層構造が生育時期によって異なることが示唆された。さらに、本実験のように各生育時期の葉層構造に与える地上部重の大きさの影響が比較的小さい場合には、増収のための草型の改良、調節は地上部重を増大させることに左右されず独立的な効果を示すことの可能性も期待できよう。このように、層別刈取で得た層別葉重の値に主成分分析を適用すれば、葉群の垂直分布常態の定量化が容易になり、草型と収量との関係を数量的に把握することが可能となった。今後、この手法は水稻の葉層構造を考えていく上での有効な手段となり得るものと考えられる。

## 第5節 摘要

水稻品種ヤマハウシ(穂重型)を正条植で、近畿33号(穂数型)を正条植および並木植で3作期、3栽植密度水準で栽培し、生育段階の異なる4時期に群落の草高を均等な5層に層別刈取して得られたデータ(木下1969)を解析に供した。各区各時期の層別葉重の全葉重に占める割合(葉重割合)を求め、これを特性値として主成分分析を行った(第1-1表)。分析で得られた第1、第2両主成分平面上で、上層または下層に葉重割合が集中する程度および平均的最大葉層である中層へ集中する程度を、それぞれ最もよく表現するような軸の回転角度を求めた。これは式(1)の  $f(\theta)$  を最大にするときの角度であり、式(2)より得られた。本実験の結果、この値は約-8.62度であった(第1-2表、第1-1図)。回転後得られた2因子( $F_1$ 、 $F_2$ )の得点にもとづいて、各区における葉重割合の垂直分布の状態(葉層構造)を評価し、これと収量との関係を解析した。

1.  $F_1$  は葉重割合が上層で大となり下層で小となる葉層構造の変化の程度を、また  $F_2$  は中層で小となる変化の程度をそれぞれよく表現しており、両因子で約90%の情報が要約された(第1-2表、第1-2図)。

2. 生育が進むにつれ、葉重割合は次第に上層で大きくなった。出穂期には早植、普通植で中層でも大きくなり、その程度は、ヤマハウシよりも近畿33号で大きくなった(第1-



3 図)。

3. 葉層構造と地上部重との相関はあまり高くはなく、この実験範囲内では両者は互いに独立的傾向が比較的強いものと推察された。

4. 各生育時期の地上部重と収量との相関を算出した結果、概して高い正の相関を示す区が多く認められた。そのうち早植の3栽植様式、品種、それに晩植の並木植近畿33号では、他の区に比べて相関が低かった(第1-4表)。

5. 各生育時期の $F_1$ 、 $F_2$ の得点と収量との相関を算出した結果、早植区が普通植、晩植両区に比べて高い値を示す区が多く存在した。また、高い相関の認められた区では、分けつ盛期には下層で、幼穂形成期以降は逆に上層で、それぞれ葉重割合が大きくなる葉層構造が、収量を大とする傾向にあった(第1-5表)。

6. 収量が地上部重よりも葉層構造と、より高い相関を示した区では、その逆の傾向を示した区に比べて分けつ盛期には葉身の現存量が小さく、幼穂形成期以降には逆に大きくなった(第1-6表)。

以上のことから、分けつ盛期には葉量の少ない群落では下層で葉重割合がより大きい葉層構造を、一方幼穂形成期以降葉量の多い群落では上層で葉重割合がより大きい葉層構造を、葉量の少ない群落ではより大きい地上部重を、それぞれとることで収量が大きくなる傾向のあることが明らかとなり、ここで用いた手法が葉層構造を数量化し評価するのに有効であると判断された。

## 第2章 作期、栽植密度を変えて単植および混植栽培した稈長の異なる水稻品種の葉層構造と収量の解析

### 第1節 緒言

前章で、水稻の群落構造の解析には層別葉重の垂直分布に主成分分析および主成分軸の回転を適用することにより葉層構造と収量との関係を数値的にとらえ得ることを示した。通常の栽培法による水稻群落に比較してより大きく異なる群落構造を得るには、草丈の異なる品種を混植するのが確実な方法の一つであろう。稲の混植については、収量性向上を主要目的とした栽培学的研究は比較的少なく<sup>106)</sup>、起源や進化に関する研究<sup>96, 113, 115, 114)</sup>、集団育種および混植栽培の基礎的研究<sup>2, 9, 10, 14, 31, 50, 51, 52, 56, 57, 91, 144)</sup>、それに病害の回避軽減に関する研究<sup>64, 65, 66, 99, 151)</sup>などの分野で多くとり上げられてきた。この種の実験の中には、複数の品種を混植した場合の面積当たりの収量が、それぞれを単独に栽培した場合の平均収量を上回った例が幾つか認められ<sup>2, 10, 14, 56, 106)</sup>、理論的にもその可能性が証明されている<sup>95)</sup>。これらの結果は、収量性に関する稲の多系品種育成の可能性<sup>2)</sup>を裏付けるものといえよう。

一般に、乾物生産を高める手段として光合成速度、葉面積および受光態勢(草型)を、常に調和よく増大させることが重要とされている<sup>1)</sup>。混植群落が単植群落に比べて乾物生産上、より有利となるためにはこのうちの受光態勢に関する群落構造が重要な役割を演じていると考えられ、牧草の混植草種組合せの選択<sup>152)</sup>や大豆とトウモロコシの混作の有利性<sup>127)</sup>について考察がなされてきた。しかしながら水稻に関する解析例はこれまで極めて少なく、不明な点が多い。

本実験は、稈長の異なる水稻2品種の単、混植両群落について、水稻群落を前章と同様に地上部重および葉層構造の両面から把握し、これらと収量との3者間における相互関係、特に混植群落の葉層構造と収量との関係を中心に解析することを試みた。

### 第2節 材料と方法

#### 1. 解析データ

解析に用いた圃場実験のデータは木下<sup>61, 62)</sup>が1969年に得たものである。以下にその実験材料および耕種概要を示した。

平均的な草丈の水稻品種ヤマビコと短稈品種の東海31号を材料として、鳥取大学農学部附属農場において7葉期苗を移植栽培した。両品種とも1株1本の正方形植えとし、単植



および千鳥混植した。単植、混植ともに前章と同様3作期で栽培し、それぞれに3栽植密度水準を設け、それらを2反復した。実験配置は作期、栽植密度、品種(単植および混植)の順に分割した多段分割法によった。栽植間隔は条間、株間ともに密植で15.8cm、標準植で22.4cm、疎植で31.6cmとし、調査個体数がいずれの密度区においても等しくなるように全試験区面積5.3aを分割した。施肥はいずれの処理区とも10a当たり成分量として窒素10kg、リン酸6kg、カリ9kgを基肥として全層に施す一方、穂肥として減数分裂盛期に窒素2kgをすべての区の表層に施用した。

前章と同様、分けつ盛期、幼穂形成期、出穂期および成熟期の4生育時期に1処理区につき0.5m<sup>2</sup>ずつ、群落の草高を5等分して層別刈取をおこない、乾燥後層位別に地上部各器官部位重を秤量した。

2. 解析方法

使用した解析方法は前章に詳述したとおりである。すなわち各区の全葉重に対する各5層の層別葉重の割合(葉重割合)を変量とし、品種(混植を含む)、作期、栽植密度、生育時期および反復を込みにして主成分分析をおこなった。従って変量は5、標本数は全部で216となった。各主成分の因子負荷量、固有値および累積寄与率は第2-1表に示すとおりである。葉層の番号は最上層を1、最下層を5で表した。第1主成分( $Z_1$ )の寄与

Table 2-1. Factor loadings, eigenvalue, and cumulative percentage of variance of the first ( $Z_1$ ), second ( $Z_2$ ) and third ( $Z_3$ ) principal components.

	Leaf stratum	Principal component		
	No.	$Z_1$	$Z_2$	$Z_3$
Factor Loading	1	0.55	0.71	0.40
	2	0.89	0.18	-0.28
	3	0.75	-0.57	0.08
	4	-0.88	-0.13	0.43
	5	-0.81	0.30	-0.42
Eigenvalue		3.09	0.97	0.61
Cumulative % of variance		61.75	81.18	93.29

Stratum 1 is the highest leaf stratum and 5 is the lowest.

率は約62%、第2主成分( $Z_2$ )の累積寄与率は約81%であった。第2-1図に第1、第2両主成分平面における各変量の分布を示した。図中、実線の横軸は第1主成分、縦軸は第2主成分、数値は葉層の番号をそれぞれ示す。葉層2は第1主成分の近くに位置した。葉層4および5も同様であるが、葉層2および1とはそれぞれ第2主成分軸に関してほぼ対称の位置にあった。これに対して葉層3は葉層1、2の組および3、4の組とは離れたところに位置した。特に葉層1と5はそれぞれ2と4に比べて葉層3からより遠い位置に、2と4に比べて葉層3からより遠い位置にあった。このような各層相互の位置関係は前章の結果と類似している。そこで、葉重割合が上層で大きく、下層で小さい程度を表わす因子( $F_1$ )と中層で小さい程度を表わす因子( $F_2$ )を想定し、両因子軸を回転させた。なお、主成分分析および主成分軸の回転には京都大学大型計算機センターの富士通製大型汎用コンピュータを利用した。

第3節 結果

1. 主成分軸の回転

主成分軸の最適回転角度を計算した結果、本供試材料においては24.15度となった。これは前章に比べて約32.8度大きい角度である。第2-1図に回転後の軸を破線で示した。回転後の因子負荷量、固有値および累積寄与率を示すと第2-2表のとおりである。因子負荷量の絶対値は回転前に比べて $F_1$ では葉層3で小さくなり、逆に $F_2$ で大きくなって回転の意図を十分に満たさなかった。 $F_1$ 、 $F_2$ の両因子負荷量より、標本ごとの両因子得点を求めた結果、全標本のうち2つが極端に大きい絶対値を示したので、これらをデータベースから削除した。

2.  $F_1$ 、 $F_2$ と葉層構造との関係

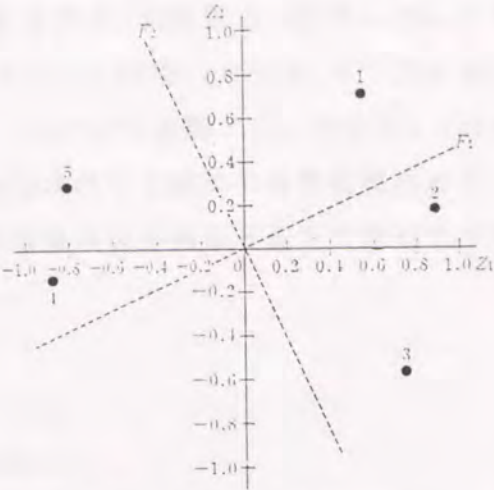


Fig. 2-1. Scatter diagram of 5 variables, i.e., 5 leaf strata on the first ( $Z_1$ ) and second ( $Z_2$ ) component plane. The numeral beside the dot denotes the leaf stratum number as in Table 2-1. Solid and broken lines are the axes of principal components and those of factors after the rotation, respectively. The angle of rotation was 24.15 degree, whose calculation method is shown in the previous Chapter



葉重割合の垂直分布（葉層構造）が異なる代表例として、 $F_1$ 、 $F_2$ の得点がそれぞれ1または-1に最も近い4標本を選んで第2-2図に実線で示した。破線は全標本を平均した葉層（両因子得点はともに0）について示したものである。 $F_1$ の値が大きい標本（図中のAおよびB）は葉層2、3で葉重割合が大となり、その傾向は $F_2$ が小さいBで顕著であった。 $F_1$ が小さい標本（CおよびD）は葉層3、4で葉重割合が大となり、その傾向は $F_2$ が小さいDで顕著であった。これらの結果は前章に類似する。 $F_1$ の値が1だけ増大すると葉重割合が葉層2で約7.6%増大し、葉層4では約7.9%減少した。また $F_2$ の値が1だけ増大すると葉層3の葉重割合が約5.3%減少した。

Table 2-2. Factor loadings, eigenvalue and cumulative percentage of variance of the first ( $F_1$ ) and second ( $F_2$ ) factors obtained after the rotation of the principal component axes on these component plane.

	Leaf stratum No.	$F_1$ factor	$F_2$ factor
Factor loading	1	0.79	0.42
	2	0.89	-0.20
	3	0.45	-0.83
	4	-0.85	0.24
	5	-0.62	0.61
Eigenvalue		2.73	1.33
Cumulative percentage of variance		54.67	81.18

Numbering of strata is the same as in Table 2-1.

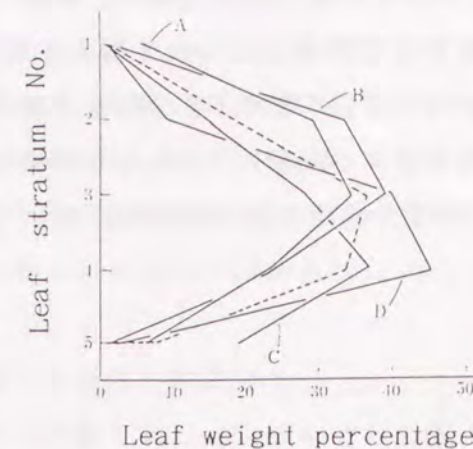


Fig. 2-2. Representative models of vertical distributions of leaf weight percentage to total leaf dry weight in rice.

Stratum numbers are the same as in Table 2-1. These distributions are from plots of which  $F_1$  and  $F_2$  scores are nearest to 1 or -1 of all plots, i.e., ( $F_1$ ,  $F_2$ ) scores of A, B, C and D are (1.24, 0.41), (1.00, -1.13), (-1.31, 1.35) and (-0.82, -0.46), respectively. The broken line is the average distribution of all treatments, that is, its  $F_1$  and  $F_2$  scores are both 0.

### 3. $F_1$ 、 $F_2$ の生育に伴う推移

各生育時期における $F_1$ 、 $F_2$ 両得点を処理区ごとに示すと第2-3図のとおりである。 $F_1$ は、早植では分けつ盛期から成熟期まで次第に増大し、生育が進むにつれて上層の葉重割合が大きくなる傾向を示した。普通植および晩植では分けつ盛期から幼穂形成期にかけて $F_1$ はほぼ一定で上下層の葉重割合が変化せず、以後成熟期まで $F_1$ は増大して上層の葉重割合が次第に大きくなる傾向を示した。 $F_1$ の作期間にみられる差異は分けつ盛期だけに認められ、早植が普通植、晩植に比べて $F_1$ が小さい値、すなわち下層の葉重割合が早植で大であった。品種間で比較すると、単植のヤマビコの $F_1$ は単植の東海31号に比べて早植、普通植で大きく、上層の葉重割合がより大きい傾向を示した。混植の $F_1$ は分けつ



盛期および幼穂形成期には概して単植両品種よりも低い値、すなわち下層の葉重割合がより大きい分布を示したが、この傾向は成熟期に単植両品種の値に再び近づくことにより消失した。密度間における差異には、一定の傾向がみとめられなかった。

$F_2$ は分げつ盛期から成熟期にかけて早植で急激な減少、晩植で緩やかな減少をそれぞれ示し、いずれも中層の葉重割合が生育の進むにつれて増大する傾向を示した。普通植では分げつ盛期から幼穂形成期にかけて $F_2$ が増大、すなわち中層の葉重割合が減少し、その後成熟期までは早植、晩植と同様に $F_2$ が減少、すなわち中層の葉重割合が増大する傾向を示した。 $F_2$ の作期間差異は分げつ盛期と幼穂形成期において顕著で、晩植よりも早

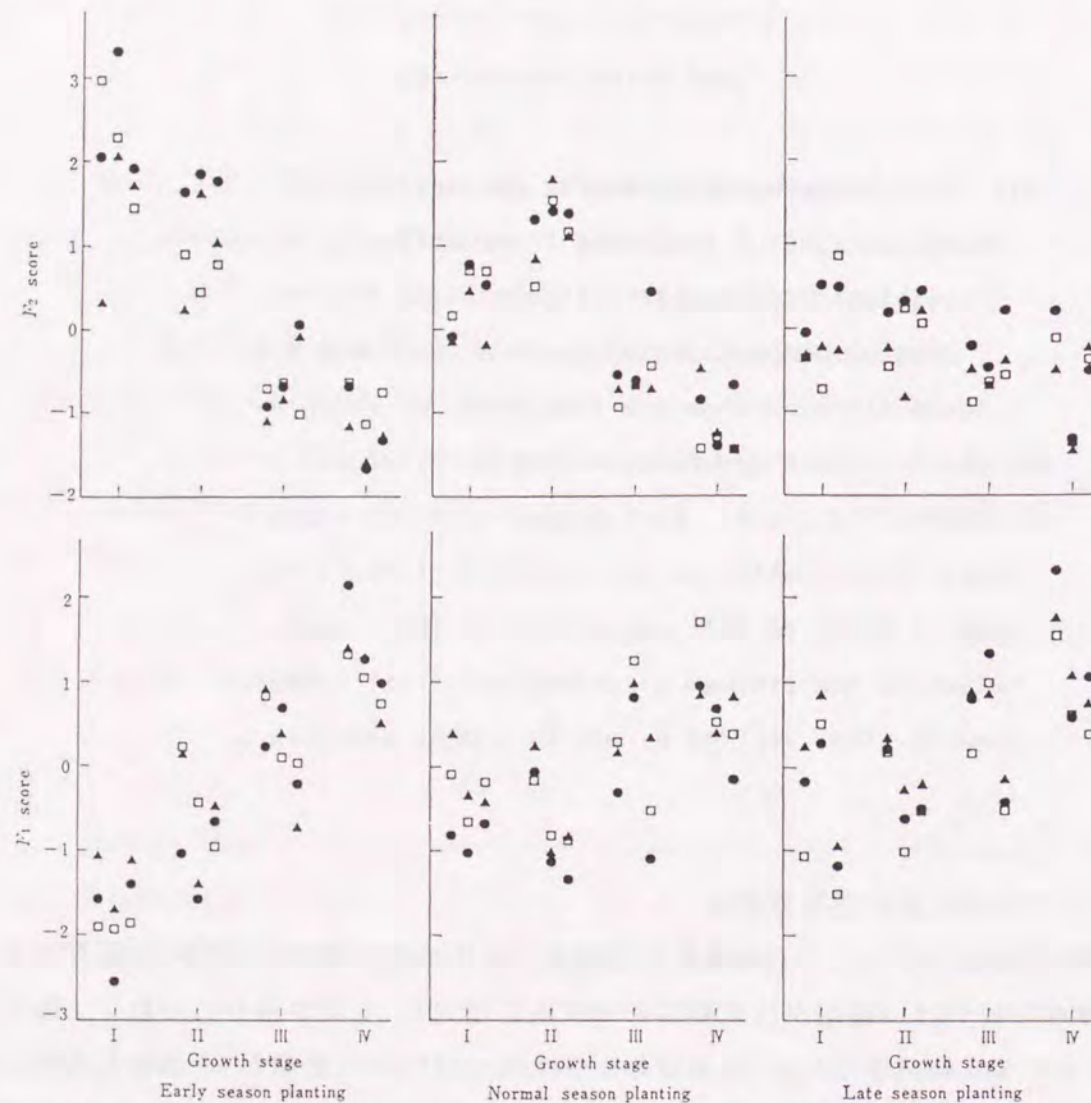


Fig. 2-3. Scores of the first ( $F_1$ ) and second ( $F_2$ ) factors at four growth stages.

Of the three columns at each growth stage, left column shows the score of Yamabiko grown in single cropping, the middle, Tokai No. 31 grown in single cropping and the right, average of both varieties grown in mixed cropping. I, II, III and IV indicate the active-tillering, young panicle formation, heading and maturity stages, respectively.

●, High density; ▲, Normal density; □, Low density.

植の方が $F_2$ は大きく、中層の葉重割合が小さい傾向があった。品種および栽植密度による $F_2$ の差異には一定の傾向が認められず、混植の $F_2$ は単植両品種の中間的な値を示した。

#### 4. 収量

各区の精玄米収量は第2-3表に示したとおりで、その順位は、作期に関しては早植>普通植>晩植、品種に関しては密植>標準植>疎植となった。これらは分散分析の結果いずれも0.01%水準で有意であった。さらに作期と品種との間に2%水準で、作期と栽植密度との間に0.02%水準でそれぞれ有意な交互作用が認められ、早植ほど収量の品種間差が拡大し、逆に密度間差は縮小する傾向が認められた。

#### 5. 地上部重と $F_1$ , $F_2$ 各得点との関係

各生育時期における地上部重と $F_1$ ,  $F_2$ それぞれの得点との相関を栽植密度と反復を込みにして作期、品種ごとに算出すると、全72例のうち20%水準で有意だったのが21例、このうち5%水準では7例だけであり、前章同様、同一生育時期における地上部重と葉層構造は比較的独立性の強いものと判断された。従って本章においても、以下に示すごとく収量に対する群落構造の影響を、地上部重と葉層構造の2要因に分けて解析することにした。

#### 6. 収量と各生育時期の地上部重との関係

精玄米収量と各生育時期の地上部重との相関係数を栽植密度、反復を込みにして作期および品種ごとに示したのが第2-4表である。この相関係数はほとんどが正の値、すなわち地上部重が大きいほど収量は大となる傾向を示し、作期について晩植>普通植>早植、単植の品種について東海31号>ヤマビコの順に明瞭であった。

Table 2-3. Yields of hulled rice (kg/10 a).

Cropping season	Variety	Density			Average
		High	Middle	Low	
Early	Yamabiko*	532.6	501.1	497.1	510.3
	Tokai No. 31*	453.9	459.4	363.1	425.5
	Mixed	489.9	468.9	435.8	464.8
	Average	492.1	476.5	432.0	466.9
Normal	Yamabiko*	496.1	489.9	429.0	471.7
	Tokai No. 31*	471.1	432.9	392.4	432.1
	Mixed	498.1	459.3	391.3	449.5
	Average	488.5	460.7	404.2	451.1
Late	Yamabiko*	482.1	462.4	302.5	415.7
	Tokai No. 31*	467.4	409.5	317.1	398.0
	Mixed	450.6	393.5	299.4	381.2
	Average	466.7	421.8	306.3	398.3

\* Grown in single cropping.



# 7. 収量とF<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>各得点との関係

精玄米収量と各生育時期のF<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>各得点との相関を栽植密度と反復を込みにして求め、第2-5表に示した。まず、単植のヤマビコについてみると、分けつ盛期には晩植にのみ相関に有意性が認められF<sub>1</sub>の値が大、すなわち上層の葉重割合が大きいほど収量は高くなった。幼穂形成期には早植でF<sub>1</sub>が小、すなわち上層の葉重割合が小さいほど、また普通植と晩植でF<sub>2</sub>が大、すなわち中層の葉重割合が小さいほど、それぞれ収量は高くなった。出穂期には普通植でF<sub>1</sub>が小で晩植では大、すなわち上層の葉重割合が普通植では小さく晩植では大きいときに収量は高くなった。成熟期には普通植にのみ相関が有意で、F<sub>1</sub>が小かつF<sub>2</sub>が大、すなわち上層・中層ともに葉重割合が小さいほど収量は高くなった。

単植の東海31号についてみると、分けつ盛期には晩植にのみ有意性が認められ、F<sub>2</sub>が大、すなわち中層の葉重割合が小さいほど収量が高くなった。幼穂形成期には早植にのみ有意となり、F<sub>1</sub>が小でF<sub>2</sub>が大、すなわち上層・中層ともに葉重割合が小さいほど収量は高くなった。出穂期には普通植にのみ有意で、F<sub>1</sub>が小、すなわち上層の葉重割合が小さいほど収量は高くなった。成熟期には、いずれの作期においても相関に有意性が認められなかった。

Table 2-4. Correlation# between yield (hulled rice) and top dry weight at each growth stage.

Growth stage	Early season planting			Normal season planting			Late season planting		
	Yama-biko※	Tokai No. 31※	Mixed	Yama-biko※	Tokai No. 31※	Mixed	Yama-biko※	Tokai No. 31※	Mixed
Active-tillering	0.21	0.63†	0.72†	0.87*	0.83*	0.94**	0.77††	0.81††	0.97**
Young panicle formation	0.37	0.69†	0.57	0.87*	0.92**	0.72†	0.95**	0.95**	0.92**
Heading	0.87*	0.71†	-0.07	0.88*	0.91*	0.68†	0.91*	0.95**	0.91*
Maturity	0.71†	0.76††	0.53	0.94**	0.85*	0.62†	0.97**	0.99***	0.85*

# Calculated with density levels and replications pooled, i. e., d. f. =4.

†, ††, \*, \*\* and \*\*\* Significant at the 20%, 10%, 5%, 1% and 0.1% level, respectively.

※ Grown in single cropping.

Table 2-5. Correlation between yield (hulled rice) and the first (F<sub>1</sub>) or second (F<sub>2</sub>) factor score at each growth stage.

Growth stage	Factor	Early season planting			Normal season planting			Late season planting		
		Yama-biko※	Tokai No. 31※	Mixed	Yama-biko※	Tokai No. 31※	Mixed	Yama-biko※	Tokai No. 31※	Mixed
Active-tillering	F <sub>1</sub>	0.20	-0.23	0.66†	-0.15	-0.26	-0.59	0.79††	-0.04	0.54
	F <sub>2</sub>	0.09	0.28	-0.32	-0.23	0.06	-0.28	0.10	0.81*	-0.42
Young panicle formation	F <sub>1</sub>	-0.67†	-0.89* (-0.25)	0.08	0.16	-0.38	0.27	0.26	0.25	
	F <sub>2</sub>	0.32	0.73† (0.49)	0.66†	0.08	0.19	0.72†	-0.05	0.88*	
Heading	F <sub>1</sub>	-0.12	-0.09	-0.67†	-0.72†	-0.74††	-0.16	0.84*	0.52	0.32
	F <sub>2</sub>	0.27	0.09	0.85*	0.61	-0.05	0.40	0.59	0.24	0.74††
Maturity	F <sub>1</sub>	0.10	0.39	0.36	-0.80††	-0.00	-0.25	(0.63)	0.07	0.70†
	F <sub>2</sub>	0.10	-0.51	0.07	0.85*	-0.10	0.64†	(0.14)	-0.01	0.11

The calculation of correlation and symbols of significance levels are the same as in Table 2-4.

D. f. of correlation is 4 for all the values except the values in parentheses where d. f. is 3.

※ Grown in single cropping.

両品種の混植についてみると、分けつ盛期には早植にのみ有意で、F<sub>1</sub>が大、すなわち上層の葉重割合が大きいほど収量は高くなった。幼穂形成期には晩植にのみ有意で、F<sub>2</sub>が大、すなわち中層の葉重割合が小さい方が収量は高くなった。出穂期には早植でF<sub>1</sub>が小かつF<sub>2</sub>が大、すなわち上層・中層ともに葉重割合が小さいほど、また晩植でF<sub>2</sub>が大、すなわち中層の葉重割合が小さいほうが、それぞれ収量は高くなった。成熟期には普通植のF<sub>2</sub>および晩植のF<sub>1</sub>が大、すなわち普通植では中層の葉重割合が小さいほど、また晩植では上層の葉重割合が大きいほどそれぞれ収量は高くなった。

概して、単植では東海31号よりもヤマビコの方で収量とF<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>各得点との相関に有意性の高い区が多く、混植では晩植で単植のヤマビコの傾向に類似した。

# 8. 収量と地上部重、収量と葉層構造の両相関

(1) 両相関の大きさの比較および収量に対する地上部重と葉層構造の寄与

両品種の単植および混植の収量が、1) 各生育時期における地上部重、葉層構造のうちどちらとより高い相関を示すのか、2) 地上部重、葉層構造両者を合計したものによってどの程度の寄与を受けているのか、の2点についてそれぞれ次の数式を用いて評価した。

$$r_{w'} = |r_w|,$$

$$|r_{F1}| \geq |r_{F2}| \text{ のとき } r_{F'} = |r_{F1}|,$$

$$|r_{F1}| < |r_{F2}| \text{ のとき } r_{F'} = |r_{F2}|$$

としたとき、

$$r_{con.} = \sqrt{2} (r_{w'} + r_{F'}) / 2,$$

$$r_{w-y} = \sqrt{2} (r_{w'} - r_{F'}) / 2.$$

ここでr<sub>w</sub>は地上部重と、r<sub>F1</sub>はF<sub>1</sub>得点と、r<sub>F2</sub>はF<sub>2</sub>得点と、それぞれ収量との相関係数を示す。r<sub>con.</sub>は収量に対する地上部重と葉層構造両者の寄与の程度を表わす。r<sub>w-y</sub>は収量と各生育時期における地上部重との相関が、収量とその時期における葉層構造との相関に比べて大きい程度を表わし、値が正のとき収量は葉層構造よりも地上部重により大きく影響を受ける傾向を、また負のときはその逆の傾向をもつことを示す<sup>#1)</sup>。これらの

注1) r<sub>con.</sub>, r<sub>w-y</sub>はr<sub>w'</sub>, r<sub>F'</sub>平面においてr<sub>w'</sub>, r<sub>F'</sub>両軸を45度回転させたものに等しい。



$r_{con.}$  と  $r_{w-y}$  の推移を品種別に第2-4図に示した。図中、矢印は分けつ盛期から成熟期に至る生育の推移を示す。この図に認められる概略的傾向をまとめると以下のようになる。1) 両品種の単植および混植ともに作期が遅くなるほど  $r_{con.}$  が大きく、収量に対する群落構造の寄与が大きくなる傾向があった。2) 作期の早晩に関係なく幼穂形成期または出穂期のどちらかにおいて、他の生育時期に比べ  $r_{w-y}$  が小、すなわち収量と葉層構造との相関がより大きくなる場合が多く認められた。3) 普通植、晩植では単植の東海31号の方がヤマビコに比べ概して  $r_{w-y}$  が大で、収量と地上部重との相関がより大きい傾向にあった。

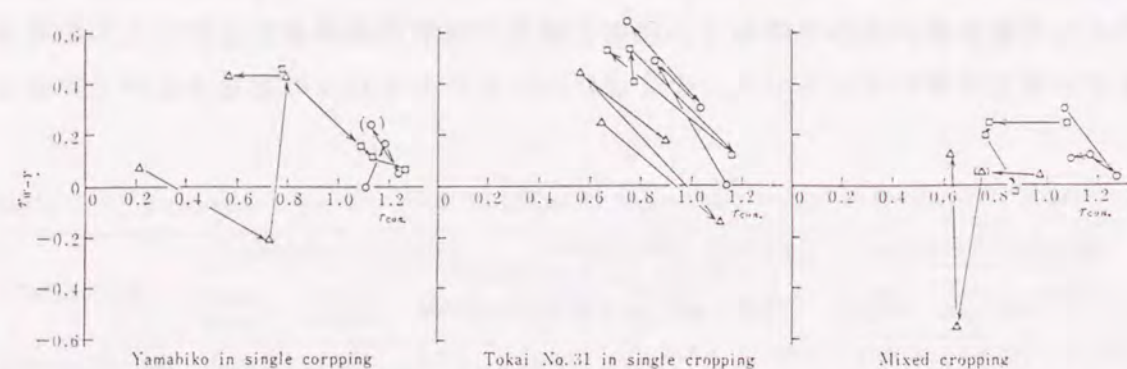


Fig. 2-4. Time courses of the relative strength of the correlation of yield and top dry weight to the correlation of yield and leaf stratified structure ( $r_{w-y}$ ), and the contribution of canopy structure to yield ( $r_{con.}$ ).

$r_{w-y}$  and  $r_{con.}$  were calculated as,

$$r_{w-y} = \sqrt{2} (r_{w'} - r_{F'}) / 2,$$

$$r_{con.} = \sqrt{2} (r_{w'} + r_{F'}) / 2,$$

where

$$r_{w'} = |r_w|,$$

$$\text{if } |r_{F_1}| \geq |r_{F_2}|, \text{ then } r_{F'} = |r_{F_1}|,$$

$$\text{if } |r_{F_1}| < |r_{F_2}|, \text{ then } r_{F'} = |r_{F_2}|.$$

$r_w$ ,  $r_{F_1}$  and  $r_{F_2}$  are the correlations between yield and top dry weight,  $F_1$  and  $F_2$  scores, respectively.  $r_{w'}$  and  $r_{F'}$  are rotated to 45 degree at their plane resulting  $r_{con.}$  and  $r_{w-y}$ , respectively.  $\Delta$ ,  $\square$  and  $\circ$  are early, normal and late cropping seasons, respectively. Arrow shows the running of growth stage from active-tillering to maturity. Symbols in parentheses show the d.f. of  $r_{w'}$  and  $r_{F'}$  which are different from each other in that the former is 4 and latter is 3 with reference to Table 2-4 and 2-5.

## (2) 両相関の大きさと葉重との関係

各生育時期における両相関 (1 生育時期当たり 9 つ) について、(A)  $r_{w-y}$  が負でかつ  $r_{F'}$  が有意である場合、(B)  $r_{w-y}$  が正でかつ  $r_{w'}$  が有意である場合、(C)  $r_{F'}$  と  $r_{w'}$  がともに有意でない場合、の 3 組に分類し、ついで各区の 1 m<sup>2</sup> 当たり葉重についてそれぞれの組の平均値を第 2-6 表に示した。その結果、いずれの生育時期においても A の組の葉重が B のそれに比べて大きい傾向を示すことが認められた。

## 9. 単植、混植両者間における収量差と $F_1$ , $F_2$ 各得点差との関係

単植両品種を平均した葉層構造を得るために、同一の作期、密度および反復ごとに、同じ高さの層における単植両品種の葉重を、各生育時期ごとに合計し、その値を長稈のヤマビコの草高で 5 層に再配分した。ついで各 5 層の葉重の全葉重に対する割合を求め、これを標準化した値、すなわち 5 つの標準化された層別葉重割合を要素とするベクトルに、固有ベクトルを乗じることにより単植両品種を平均した葉層構造の  $F_1$ ,  $F_2$  両得点を算出した。この固有ベクトルは混植の両得点との比較を容易にするため、第 2-2 表で得られた固有値および因子負荷量により得られる値を用いた。さらにこれらの得点を、同一処理区の混植の同得点から差し引いた値 (以下  $F_1$ ,  $F_2$  各得点差と略記する) を各生育時期ごとに求めた。これは混植による葉層構造の偏倚

Table 2-6. Average leaf dry weights (g/m<sup>2</sup>) in three classes (A, B and C) at each growth stage.

Growth stage	Class		
	A	B	C
Active-tillering	10.7	7.1	4.6
Young panicle formation	93.6	68.2	101.6
Heading	301.8	202.0	—*
Maturity	168.4	146.8	181.1

Class A consists of plots where the higher correlation was obtained between yield (hulled rice) and the first ( $F_1$ ) or second ( $F_2$ ) factor score than between yield and top dry weight, class B is the reverse to class A, and class C has no correlation. Total number of plots at each growth stage was 9, composed of three cropping seasons with two varieties, each of which was grown in single cropping and both grown in mixed.

\* No plots were classified as class C.

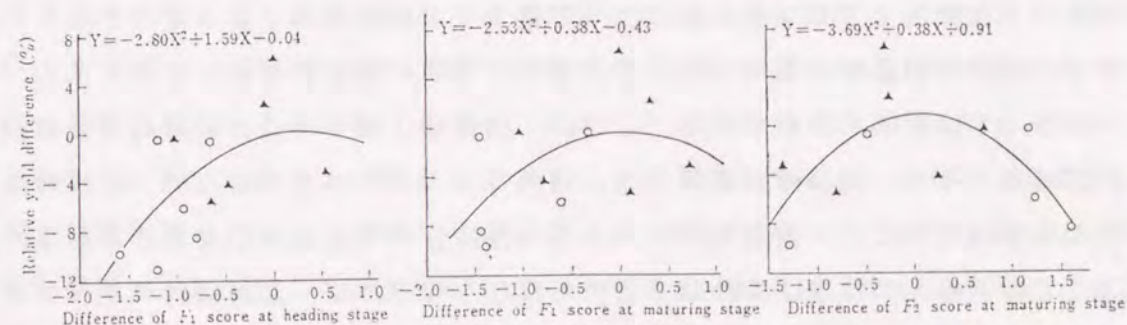


Fig. 2-5. Relationship between the difference of  $F_1(F_1')$  or  $F_2(F_2')$  score and relative yield difference ( $R_y$ ) among the cultivars grown in single and mixed croppings.

The calculation methods of  $F_1'$ ,  $F_2'$  and  $R_y$  are shown in text (in Japanese) or in summary (in English) in detail.  $\Delta$ , Normal season planting;  $\circ$ , Late season planting. These relationships were roughly estimated from these  $D^2$  values which range from 0.26 to 0.46.



の程度を表わす指標となる。つぎに、混植によって増収した程度を表わす指標として、混植の収量から単植収量の両品種平均を差し引いた値を後者の値で除し、単混植間の相対的収量差(%) (以下、収量差と略記する) を求めた。これら2つの差の関係を第2-5図に示した。その結果、普通植および晩植では出穂期における $F_1$ 得点差と収量差ならびに $F_2$ 得点差と収量差それぞれの間に、いずれも上に凸の2次回帰曲線的な関係が認められた。この回帰から、普通植、晩植両作期には混植において出穂期の $F_1$ および成熟期の $F_1$ と $F_2$ の得点がいずれも単植両品種の平均的得点にはほぼ等しい、すなわち混植の葉層構造が単植の品種の平均的葉層構造にはほぼ等しい状態であったとき、混植による増収率が最大となることが推定された。しかしながら、このときの増収率はほとんど0%に近い値であった。なお、これらの回帰線の寄与率( $D_2$ )は35%前後の低い値であった。

#### 第4節 考察

葉層構造の時期的推移を検討した結果、幼穂形成期以降成熟期に至るまで群落の上層における葉重割合は次第に増大すること、同一生育時期の $F_1$ 、 $F_2$ の得点は作期が異なっても大きくは変わらず、水稻群落は大すじにおいて特定の生育時期にある一定の傾向を示す葉層構造をもつこと、また両得点は栽植密度に対しては一定の傾向を示さないことなど、前章で得た結果とはほぼ同様の傾向を示すことが認められた(第2-3図)。さらに各生育時期における地上部重と葉層構造との相関は比較的小さく互いに独立的であることも前章と同様であった。ただしこの相関が20%水準で有意だった21例を品種別にみると、ヤマビコが10例、東海31号が5例、残りの6例が混植であり、ヤマビコは東海31号よりも、そして恐らくは前章で用いた品種のヤマホウシ、近畿33号よりも、地上部重と葉層構造の両者の関連性が大きいものと推測される。

ヤマビコの葉重割合は早植および普通植ではほぼ全生育期間中、東海31号に比べてより上層で大きい値を示す傾向にあった(第2-3図)。これは圃場での観察より推察すると、東海31号の下位葉がヤマビコのそれに比べて枯上りの程度が小さかったことにもとづくものとみなせる。混植は両品種の単植に比べて出穂期に下層の葉重割合がかなり大きく、中層の割合が若干小さい傾向が認められた。これは、出穂期にはヤマビコの草高が東海31号に比べて約20cm高くなり、両品種の葉群分布に垂直方向のずれが生じるため、混植の葉群はそれぞれの単植の分布に比べ垂直方向に、より一様に分布するようになることが原因と考えられる。この混植区の特徴は成熟期で認められなくなったが、これは次のような登熟期間中の両品種間競争の結果によるものと考えられる。すなわち、ヤマビコは草高が高く競争に優勢なため、混植全葉群中に占める葉群の割合が登熟期間中に次第に増大する。このため、成熟期の混植の葉層構造はヤマビコの構造、すなわち上層の葉重割合が比較的大きい

葉層構造に類似したものとなり、下層の割合が大であった出穂期の特徴は認められなくなってくる。

収量と地上部重との相関は早植よりも晩植の方が高い傾向にあった(第2-4表)。それは幼穂形成期以降、晩植の方が地上部重は小さかったという前章と同様の原因によるものである。

葉重割合は、総じて分けつ盛期には上層で大きい葉層構造、幼穂形成期および出穂期には下層で大きく中層で小さい構造、成熟期には中層で小さい構造を、それぞれとるほど収量が大となる傾向にあった(第2-5表)。このうち幼穂形成期と出穂期に認められた傾向は、前章とはほぼ逆の結果である。これは、本実験において収量の高かった密植区ではこれらの時期に草丈の低い無効分けつや登熟の不良な弱勢な分けつが疎植よりも多く存在したことによる。有効茎歩合は品種および作期平均で密植82.1%、標準植93.2%、疎植98.8%であり、特に普通植の密植においては61.6%の低い割合であった。このことは、密植における下層の葉重割合を増大させる最大の原因となったに違いない。この傾向は、前章の1968年の結果では明瞭でなく、この年次間差異は本年度が前年度に比べ生育前半に高湿多照であったため茎数が確保されたことによるといえる。

第2-4図より、葉群の発達した幼穂形成期または出穂期に、 $r_{W-Y}$ が小さくなったこと、普通植と晩植でヤマビコに比べ地上部重の小さい東海31号の方が $r_{W-Y}$ が大きかったことが認められた。この結果および第2-6表の結果を併せ考えると、葉量の少ない群落では葉層構造を問題とせず地上部重が大きいほど収量は高く、葉量の多い群落では地上部重の大小よりも葉層構造が収量を支配するという。前章におけると同様の傾向を認めることができる。なお、第2-6表で収量が地上部重、葉層構造のいずれとも有意な相関がみられなかったCの組では、幼穂形成期および成熟期にA、Bの組に比べて葉重の大きいことが認められた。これは、葉量の特に多い群落の場合、収量はこれらの時期の地上部の発達程度や葉層構造との関連が弱く、これら以外の要因により大きく支配されていることを暗示する。しかしながらこの組に属する相関の数はいずれの生育時期にも1または0で極めて少なく、この結果をただちに一般的なものとみなすことはできない。

第2-5図の結果より、混植の収量が単植の平均収量に優る程度は普通植および晩植では出穂期に上下層で、成熟期に上中下層で、いずれも混植の葉重割合が単植両品種の平均的葉重割合とはほぼ等しいときに最大となることが推定された。このような群落では、ヤマビコが東海31号に対する競争上の略奪者であることから推測すると、混植の全葉群に占めるヤマビコ葉群の割合の増大が東海31号の葉群の減少分を補なって、群落全体として単植の平均的な葉層構造に類似した状態を示していると考えられる。これは、水稻の混植群落にはある特定の生育時期に、収量にとって最も良い競争の状態が存在することを示すものといえよう。但しこれらの結果は、いずれの回帰曲線の寄与率も低く、明瞭な傾向を示すとは言えなかったが、これは混植の収量性ならびに層別刈取法に関する実験のいずれにお



いても比較的大きな誤差が生じやすいことに起因する。なお、分けつ盛期および幼穂形成期にはこのような回帰が認められなかった。この時期には水稻群落の発達が十分に進行していないため、両品種間の競争も顕著な段階に至っていないことが、その理由として考えられる。

一般作物の混植に関する実験結果を総合すると、多くの場合単植に比べて収量的に不利となる場合が多い<sup>30), 153)</sup>とする見方があれば、どちらとも結論を下せない<sup>99)</sup>とする見方もある。本実験では、混植が単植に比べて収量上最も有利となる葉層構造と推定されても、その収量は単植の平均収量とほとんど差がなかった(第2-5図)。Allard<sup>41)</sup>は、ライマビーンの低収系統同士の混植がその単植に比べ増収し、中位以上の収量をあげる系統の組合せでは減収することを示した。本実験でもヤマビコ、東海31号ともに生育後半の天候不良にもかかわらずさほど低くない収量を単植で示したことを考慮すると、単植で光や養水分などを比較的十分に利用できる群落構造を有する品種同士の組合わせは、混植による増収効果が期待しにくいことを暗示しているのかもしれない。

## 第5節 摘要

水稻品種ヤマビコと東海31号を3作期、3栽植密度水準で単植および混植栽培されたデータ(木下1970)を解析に用いた。前章と同様の方法によって得た $F_1$ 、 $F_2$ の2因子にもとづき、各区の群落の葉層構造を評価し、これと収量との関係について混植を中心に検討した。

1.  $F_1$ 、 $F_2$ と葉層構造との関係、葉層構造の時期的推移はおよそ前章と同様の傾向を示しており、 $F_1$ は上下層の葉重割合の大小を、 $F_2$ は中層のそれをそれぞれ表わし、生育が進むにつれて葉重割合は次第に上層で大きくなった(第2-1、2表、第2-1、2、3図)。

2. 地上部重と葉層構造( $F_1$ 、 $F_2$ 両得点)との関係は前章同様互いに独立性が強いものと推察された。

3. 各生育時期の地上部重は前章と同様概して収量と高い正の相関を示す区が多く認められ、その傾向は早植より晩植で、またヤマビコより東海31号で顕著であった(第2-4表)。

4. 収量と各生育時期の $F_1$ 、 $F_2$ の得点との相関を算出した結果、有意な相関を示した区では、葉重割合が分けつ盛期には上層で大、幼穂形成期および出穂期には下層で大となる程、収量が高い傾向にあった(第2-5表)。幼穂形成期および出穂期のこの傾向は、多収であった密植区において無効分けつおよび弱勢な分けつが生育前半の高湿多照のため多発したことによるものと考えられた。

5. 収量と葉層構造との相関を、収量と地上部重との相関と比較すると、概して地上部の発達が良好で葉群の大きい群落では前者の相関が、その逆の群落では後者の相関が、それぞれ大きくなる傾向にあった(第2-4図、第2-6表)。

6. 単植両品種の葉重を等しい草高について合計し、垂直方向に5等分して求めた層別葉重割合(ベクトル)および第2-2表から求まる固有ベクトルから、単植両品種を平均した $F_1$ 、 $F_2$ 両得点を求めた。これらの値を混植の値から差し引いた値と、単植両品種の平均収量を混植収量から差し引いて前者の収量で除した値との関係を求めた。その結果、普通植、晩植の混植では出穂期の $F_1$ および成熟期の $F_1$ 、 $F_2$ がそれぞれ単植平均の値とほぼ等しいときに、混植の収量が最大となる傾向が推定された。しかし、そのときの推定収量は単植平均収量にほとんど等しい値を示した(第2-5図)。

以上のことより、水稻の混植には、品種間の競争を調節することによって、ある特定の生育時期に収量を最大にする葉層構造を得る可能性のあることが推定された。



## 第1節 緒言

第1章において草型の異なる水稻2品種の単植群落について、また第2章において稈長の異なる2品種の単植および混植群落について主成分分析および主成分軸の回転を利用した統計的手法で葉層構造の解析を行った。その結果、移植水稻においては葉量が多い群落ほど葉層構造と収量との相関が高くなることなどが明らかとなった。しかし移植水稻と群落構造が異なる直播水稻<sup>5, 123, 143, 146)</sup>においても、同様の結果が得られるかどうか不明である。

水稻の乾田直播栽培は移植栽培に比べて生産性が不安定であるといわれ<sup>73, 143)</sup>、その原因は施肥、播種などの主栽培方法にあるとされている<sup>73, 120)</sup>。施肥法のうち、基肥窒素施用の収量に対する効果は栽培条件によってかなり大きく異なり<sup>6, 22, 84, 92, 93, 117, 143, 147, 148, 149)</sup>、特に暖地では基肥窒素施用が省略されて追肥に重点が置かれる場合が多い<sup>93, 143)</sup>。また、播種法は苗立の密度<sup>(注1)</sup>を決定する主要な要因で、安定多収を得るための苗立の密度はかなり広い範囲にある<sup>15, 18, 93, 118, 143, 146)</sup>。これらはともに直播水稻の群落構造を大きく変える要因であるにもかかわらず、基肥窒素の施用量と苗立の密度を同時に変化させて直播水稻の群落構造と収量との関係について研究を行った事例はほとんどない。

本実験は、基肥窒素の施用量および苗立の密度を大幅に変化させて水稻の乾田直播栽培を行い、第1, 2章と同様の統計的手法を用いて葉層構造およびこれと収量との関係について究明するとともに、これらの結果を第1, 2章に示した移植水稻の結果と比較検討した。

## 第2節 材料と方法

### 1. 解析データ

解析に用いた圃場実験のデータは木下<sup>63)</sup>が1972年に得たものである。以下にその実験材料および耕種概要を示した。

水稻品種ヤマビコを供試材料として、鳥取大学農学部附属農場において乾田直播栽培を

行った。苗立の密度(本/m<sup>2</sup>)を1,600(D<sub>1</sub>)、400(D<sub>2</sub>)、100(D<sub>3</sub>)、25(D<sub>4</sub>)および6.25(D<sub>5</sub>)の5水準とし、いずれの密度についても基肥窒素を成分量で10a当り10kg施用(10-N)と無施用(0-N)の2水準を設けた。従って処理区数は合計10となり、いずれも3反復とした。1つの反復における各密度の面積は0-N、10-Nともに、D<sub>1</sub>、D<sub>2</sub>、D<sub>3</sub>がいずれも14.6m<sup>2</sup>、D<sub>4</sub>が18.7m<sup>2</sup>、D<sub>5</sub>が37.4m<sup>2</sup>で、全試験区面積は600m<sup>2</sup>とした。D<sub>1</sub>は密度に対し約2倍量の種子を散播した後、個体の間隔ができるだけ均一になるよう間引きを行って所定の苗立の密度に調整した。D<sub>2</sub>~D<sub>5</sub>はそれぞれ所定の密度で3粒点播(株の配置は正方形)した後間引きを行って1株1本とした。いずれも播種は5月21日、間引きは第2葉期に行った。施肥量についてはいずれの処理区とも10a当り成分量で、基肥として磷酸を19kg、カリを10kg施用し、追肥として窒素を19kg(分施割合は6月22日に5、7月27日に3、8月25日に2)、カリを12.5kg(分施割合は6月22日に6.25、7月27日に3.75、8月25日に2.5)施用した。圃場における入水は播種後31日目、落水は乳熟期に行った。分けつ盛期(7月12日)、幼穂形成期(8月19日)、出穂期(9月9日)、黄熟期(9月29日)、成熟期(10月23日)の5生育時期に、1区につき0.5m<sup>2</sup>の群落を対象として草高を5等分して層別刈取を行い、加熱乾燥後各層の重さを測定した。また1区につき0.5~1.0m<sup>2</sup>の株を対象として各生育時期ごとに葉面積の測定を行った。

本年は平年に比べて7月中旬が多雨、7月後半~8月前半と10月が多照であった。

### 2. 解析方法

第1章と同様の方法で求めた水稻群落内の各葉層の葉重割合を变量とし、密度水準、肥料水準、生育時期および反復を込みにして主成分分析を行った。ここで变量は5、標本数は150であった。主成分の因子負荷量、固有値および累積寄与率は第3-1表に示すとおりである。第1主成分(Z<sub>1</sub>)の寄与率は56%、第2主成分(Z<sub>2</sub>)の累積寄与率は83%となった。両主成分平面における各变量(葉層)の分布を第3-1図に示した。葉層は主成分平面上の位置関係に基づいて葉層1と2、4と5、それに3の組に大別された。葉層1と2、4と5の2組は第1主成分軸の近くに位置するとともに3の組は第2主成分軸の近くに位置した。主成分平面におけるこのような葉層の位置関係は、第1, 2章と類似するものである。そこで葉重割合が上層で大きい(同時に下層で小さい)度合を表わす因子(F<sub>1</sub>)と、中層で小さい度合を表わす因子(F<sub>2</sub>)を得るために、主成分軸の回転を第1章に述べた手法に基づいて行った。なお、主成分分析および主成分軸の回転の計算は京都大学大型計算機センターの富士通製汎用コンピュータを用いて行った。

注1) 本論文では単位土地面積当りの苗立数を“苗立の密度”と呼ぶことにした。



Table 3-1. Factor loadings, eigenvalue, and cumulative percentage of variance of the first ( $Z_1$ ), second ( $Z_2$ ) and third ( $Z_3$ ) principal components.

	Leaf stratum	Principal component		
	No.	$Z_1$	$Z_2$	$Z_3$
Factor Loading	1	0.43	0.79	0.39
	2	0.90	0.17	-0.35
	3	0.50	-0.76	0.40
	4	-0.95	-0.12	-0.08
	5	-0.80	0.29	0.16
Eigenvalue		2.79	1.34	0.46
Cumulative % of variance		55.78	82.52	91.74

Stratum 1 is the highest leaf stratum and 5 is the lowest.

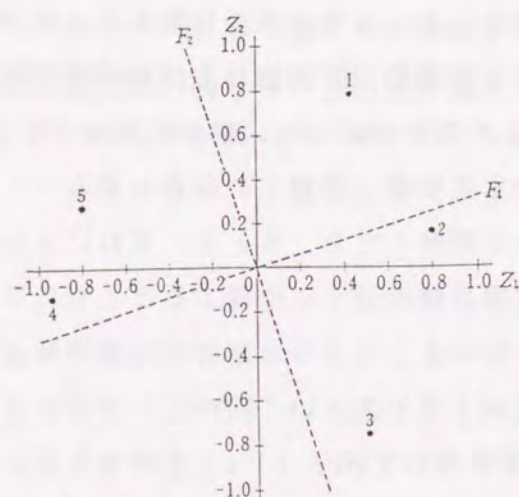


Fig. 3-1. Scatter diagram of five variables, i.e., five leaf strata on the first ( $Z_1$ ) and second ( $Z_2$ ) component plane.

The numeral beside the dot denotes the leaf stratum number as in Table 3-1. Solid and broken lines are the axes of principal components and those of factors after the rotation, respectively. The angle of rotation was 16.58 degree, calculation method of which is shown in Chapter 1

### 第3節 結果

#### 1. 主成分軸の回転

$F_1$ ,  $F_2$ 両因子を表現する最適回転角度として16.58度を得た。この値は第1章 -8.62度と第2章24.15度の間である。第3-1図に回転後の因子軸を破線で示した。回転後の因子負荷量、固有値および累積寄与率は第3-2表に示した。 $F_1$ ,  $F_2$ の固有値はいずれも第1, 2章の値とほぼ等しくなった。因子負荷量は回転前に比べて $F_1$ で葉層3の絶対値が小さくなり,  $F_2$ で大きくなった。しかし葉層2および4については絶対値が $F_1$ ,  $F_2$ ともに回転前にくらべて大きく変化せず軸回転の意図は第2章ほどには満足されなかった。 $F_1$ ,  $F_2$ の両因子負荷量に基づいて因子得点を求めたところ, 全標本150のうち1標本の絶対値が極度に大きくなったので, 以後の解析においてこれをデータベースから削除した。

Table 3-2. Factor loadings, eigenvalue and cumulative percentage of variance of the first ( $F_1$ ) and second ( $F_2$ ) factors obtained after the rotation of the principal component axes on these component plane.

	Leaf stratum No.	$F_1$ factor	$F_2$ factor
Factor loading	1	0.63	0.64
	2	0.91	-0.09
	3	0.26	-0.88
	4	-0.94	0.16
	5	-0.68	0.50
Eigenvalue		2.65	1.46
Cumulative percentage of variance		53.03	82.29

Numbering of strata is the same as in Table 3-1.



## 2. $F_1$ , $F_2$ の得点と葉層構造との関係

$F_1$ ,  $F_2$ 両得点によって葉層構造（葉重割合の垂直分布）が示す変化を具体的に把握するために、両得点がそれぞれ1または-1に最も近い値を有する4標本の葉層構造を第3-2図に実線で示した。破線は全標本についての平均的葉層構造（両因子得点は0）を示したものである。 $F_1$ が大きい2標本AおよびBは葉重割合が2と3で大となり、 $F_1$ が小さい2標本CおよびDは葉層3と4で大となった。この2つの傾向は $F_2$ が小さいBおよびDでそれぞれさらに顕著となった。以上の結果は第2, 3章で得られた結果とほぼ一致する。各標本の $F_1$ ,  $F_2$ 両得点と各葉層の葉重割合との直線回帰によると、 $F_1$ が1だけ増大すると葉重割合は葉層2で9.7%増大し、葉層4で11.5%減少する。 $F_2$ が1だけ増大すると葉層3で5.6%減少する。

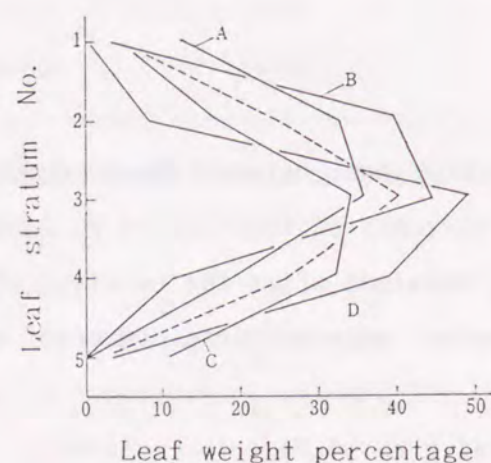


Fig. 3-2. Representative models of vertical distributions of leaf weight percentage to total leaf dry weight in rice.

Stratum numbers are the same as in Table 3-1. These distributions are from plots of which  $F_1$  and  $F_2$  scores are nearest to 1 or -1 of all plots, i.e., ( $F_1$ ,  $F_2$ ) scores of A, B, C and D are (0.99, 0.96), (1.07, -1.03), (-1.05, 1.40) and (-1.07, -1.06), respectively. The broken line is the average distribution of all treatments, that is, its  $F_1$  and  $F_2$  scores are both 0.

## 3. 水稻の生育に伴う葉層構造の推移

各処理区の葉層構造の推移を、 $F_1$ ,  $F_2$ 両得点の推移によってとらえると第3-3図のようになった。 $F_1$ については、0-N区では $D_1$ で分けつ盛期から幼穂形成期にかけて減少した後緩やかに増大し、 $D_2 \sim D_5$ で分けつ盛期から幼穂形成期にかけてやや減少した。10-N区では $D_1$ で生育期全体を通じてほぼ一定となり、 $D_2 \sim D_5$ で生育に伴って増大した。また、10-N・ $D_1$ 区の値は0-N・ $D_1$ 区に比べ幼穂形成期以降かなり大きな値で推移した。

$F_2$ については、0-N区では $D_1$ で幼穂形成期に一時的な増大が認められたものの他の時期にはほぼ一定となり、 $D_2 \sim D_5$ で分けつ盛期から幼穂形成期にかけて減少傾向を示して出穂期に増大した後再び減少した。10-N区では $D_1$ で分けつ盛期から成熟期まで減少し、 $D_1 \sim D_5$ で0-N区と同様の推移を示した。また、10-N・ $D_1$ 区の値は幼穂形成期以降、0-N・ $D_1$ 区に比べてかなり小さな値で推移した。

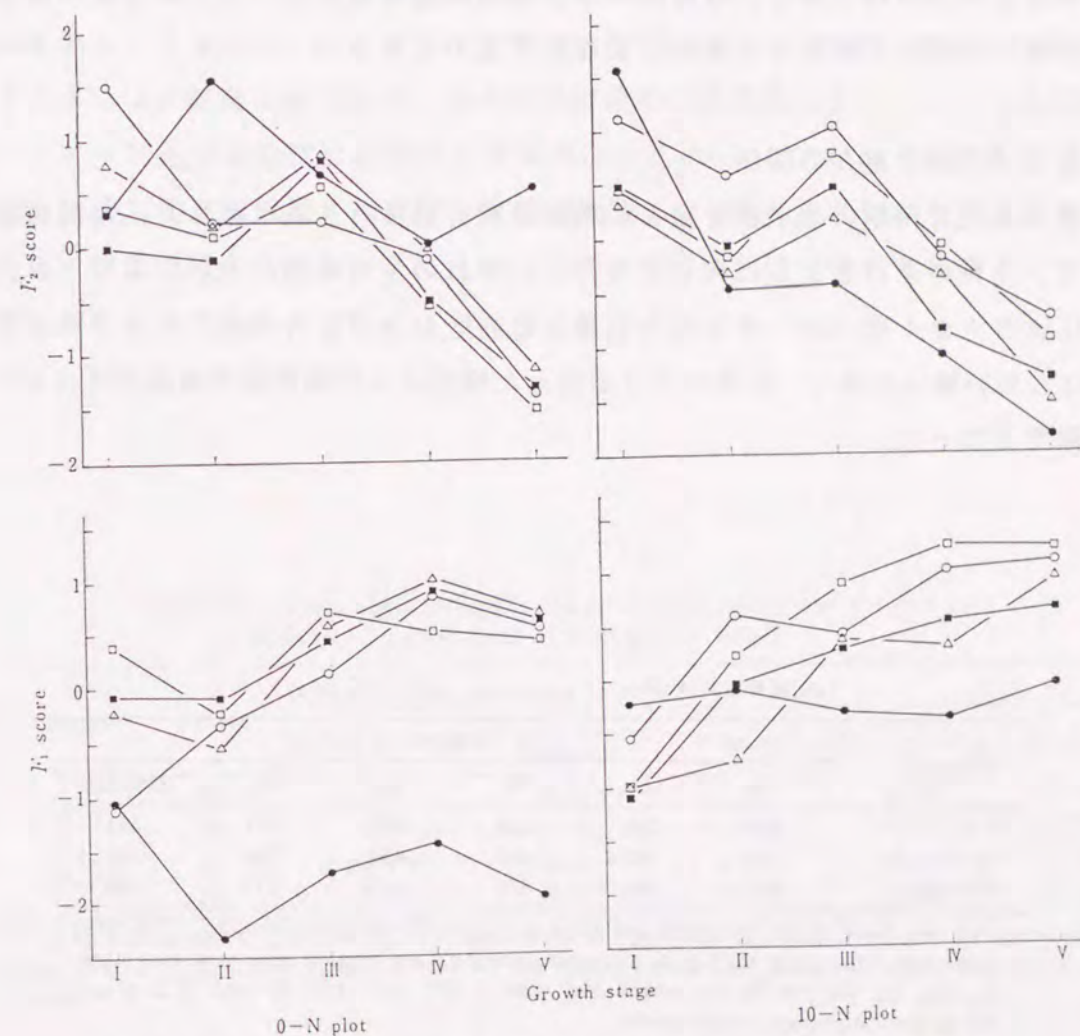


Fig. 3-3. Scores of the first( $F_1$ ) and second( $F_2$ ) factors at five growth stages. 0-N and 10-N plots represent the same meaning as in Table 3. I, II, III, IV and V of growth stages indicate the active-tillering, young panicle formation, heading, yellow-ripening and maturity stages, respectively. ●—●: 1,600, ○—○: 400, ■—■: 100, □—□: 25, △—△: 6.25 plant/m<sup>2</sup> at seedling stage.



以上の結果、両肥料区の葉層構造はD<sub>1</sub>とD<sub>2</sub>～D<sub>5</sub>とで推移の傾向を異にすることが明らかとなり、前者は下層の葉重割合が全生育期を通じて比較的大きい値のままで推移し、後者は生育の進行に伴って上、中層の葉重割合が次第に大きくなる推移を示した。

#### 4. 収量

各処理区の精籾収量を第3-3表に示した。10-N区ではD<sub>1</sub>～D<sub>5</sub>のいずれも0-N区より収量が高く、また両肥料区ともD<sub>2</sub>が最高となった。分散分析の結果肥料要因に1%、密度要因に0.1%の水準で有意性が認められたが、両者の交互作用には有意性が認められなかった。

#### 5. 地上部全重と葉層構造との関係

0-N、10-N両肥料区の地上部全重と葉層構造(F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>各得点)との相関係数を生育時期ごとに求めた結果、5%水準で有意となったのは全20の係数のうち4例であった。これは地上部全重と葉層構造とが互いに独立性の強いことを示唆する。第1、2章においても同様の結果が得られており、収量に対する群落構造の影響を、地上部全重の影響と葉層構造の影響に分離して解析してよいことを示すものである。

#### 6. 収量と地上部全重との関係

精籾収量と各生育時期の地上部全重との相関係数を第3-4表に示した。相関係数はいずれも正で、生育の進行とともに大きくなり、いずれの生育時期においても0-N区の方が10-N区より大きくなった。すなわち収量は肥料区および生育時期を問わず地上部全重が大きいほど高い傾向にあり、生育がより進行した時期および基肥窒素無施用区において、それぞれ顕著となった。

Table 3-3. Yields of winnowed paddy (kg/10a).

Nitrogen	Density					Average
	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>3</sub>	D <sub>4</sub>	D <sub>5</sub>	
0-N	361	499	454	366	277	391
10-N	391	623	486	460	344	461
Average	376	561	470	413	311	426

0-N and 10-N plots receive 0 and 10 kg nitrogen/10a as basal dressing. The other fertilizers (including additional nitrogen dressing) are applied evenly in two plots. D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub>, D<sub>4</sub> and D<sub>5</sub> are established with 1,600, 400, 100, 25 and 6.25 plant/m<sup>2</sup> at seedling stage, respectively.

Table 3-4. Correlation\* between yield (winnowed paddy) and top dry weight at each growth stage.

Nitrogen	Growth stage				
	Active-tillering	Young panicle formation	Heading	Yellow-ripening	Maturity
0-N	0.50	0.51	0.62*	0.78***	0.82***
10-N	0.24	0.34	0.39	0.58*	0.67**

\* Calculated with density levels and replications pooled, i.e., *d.f.* = 13. 0-N and 10-N mean the same as in Table 3-3\*, \*\*, \*\*\* Significant at the 5%, 1%, 0.1% level, respectively.

#### 7. 収量と葉層構造との関係

収量と葉層構造との関係を知るために、精籾収量と各生育時期のF<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>各得点との相関係数を第3-5表に示した。0-N区では幼穂形成期にF<sub>1</sub>が大、すなわち葉重割合が上層で大きいほど収量は高くなり、他の生育時期の相関係数はF<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>ともに極めて低くなった。10-N区では幼穂形成期および黄熟期にF<sub>1</sub>が大、すなわち葉重割合が上層で大きいほど、また幼穂形成期、出穂期および成熟期にF<sub>2</sub>が大、すなわち葉重割合が中層で小さいほど収量は高くなった。また、10-N区の相関係数は全体としてみると0-N区より高くなった。

Table 3-5. Correlation between yield (winnowed paddy) and the first (F<sub>1</sub>) or second (F<sub>2</sub>) factor score at each growth stage.

Nitrogen	Factor	Growth stage				
		Active-tillering	Young panicle formation	Heading	Yellow-ripening	Maturity
0-N	F <sub>1</sub>	0.01	(0.67)**	0.26	(0.22)	0.44
	F <sub>2</sub>	0.19	-0.40	-0.07	(0.25)	-0.28
10-N	F <sub>1</sub>	(0.47)	0.67**	0.24	0.54*	(0.43)
	F <sub>2</sub>	0.03	0.60*	0.71**	0.48	(0.71)**

The calculation of correlation, nitrogen plots and symbols of significance are the same as in Table 3-4. *D.f.* of correlation is 13 for all the values except the values in parentheses where *d.f.* is 12.



# 8. 収量と地上部全重および収量と葉層構造の相関

第2章第3節8の手法によって生育時期別に $r_{w-y}$ および $r_{con}$ を求め、これを第3-4図に示した。 $r_{w-y}$ は収量と地上部重との相関係数の絶対値から収量と葉層構造との相関係数に対する群落構造の寄与の程度を表わす。矢印は生育の進行を示す。 $r_{w-y}$ は両肥料ともに幼穂形成期に最小、黄熟期に最大となるように推移した。10-N区の $r_{w-y}$ はいずれの生育時期においても0-N区より小さくなった。 $r_{con}$ は、両肥料区とも生育が進むにつれて増大する傾向を示し、両者間における差は小さかった。このように、収量は幼穂形成期には地上部重よりも葉層構造と、登熟後期には逆に地上部全重と相関がより高くなる傾向にあり、また収量に対する群落構造の寄与は生育に伴って大きくなった。

# 9. 葉面積指数(LAI)と $r_{w-y}$ との関係

LAI<sup>注2)</sup>と $r_{w-y}$ との関係を第3-5図に示した。 $r_{w-y}$ を対数変換し、両肥料区を含みにして回帰を求めたところ、傾きが負の直線が得られ、相関は1%水準で有意となった。LAIが小さいうちはLAIのわずかな減少に対しても $r_{w-y}$ が急激に増大し、LAIが大きくなるとLAIの増大に伴う $r_{w-y}$ の減少幅が小さくなるといえる。このように、収量はLAIが小さいときに地上部全重と、LAIの大きいときには葉層構造と相関がより高くなる傾向にあり、前者の場合LAIに対する相関の高さの変化は後者に比べ急激であった。

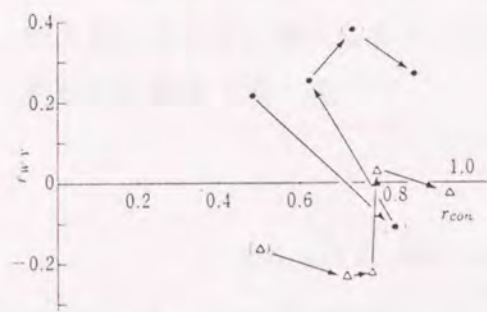


Fig. 3-4. Time courses of the relative strength of the correlation of yield and top dry weight to that of yield and leaf stratified structure ( $r_{w-y}$ ), and the contribution of canopy structure to yield ( $r_{con}$ ).

The calculations of  $r_{w-y}$  and  $r_{con}$  are shown in Chapter 2 in details. ● is 0-N plot and Δ is 10-N. Arrow shows the time course of growth stage from active-tillering to maturity stage. Symbols in parentheses are the d.f. of  $r_{w'}$  and  $r_{F'}$  (see Chapter 2 for the definition) which are different from each other in that the former is 13 and the latter is 12 with reference to Tables 3-4 and 3-5.

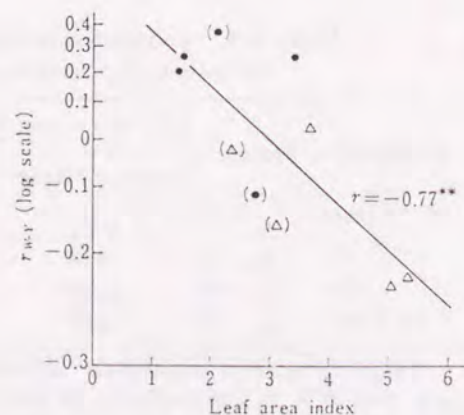


Fig. 3-5. The relationship between leaf area index and  $r_{w-y}$  in 0-N and 10-N plots.

The symbols and  $r_{w-y}$  are the same as in Fig. 3-4. Leaf area index is the average of five density plots at each growth stage. \*\* Significant at 1% level.

# 10. 直播水稻の葉層構造の移植水稻との比較

直播水稻については本実験の10-N・D<sub>4</sub>区(苗立の密度: 25本/㎡)の葉層構造を、移植水稻については1969年に実施した実験(第2章)の単植ヤマビコ(普通植・標準密度区: 20株/㎡)の葉層構造を、それぞれ群落内相対照度とともに第3-6図に示した。両者は株の密度が若干異なるが、他の栽培条件は同じである。直播水稻の葉層構造は移植水稻に比べて分けつ盛期には下層の葉重割合が大きいが、幼穂形成期以降には上層の葉重割合が大きくなった。直播水稻の群落内相対照度は、生育初期には移植水稻の照度よりも低い、生育が進むにつれて下層から次第に両水稻の照度の差は縮小し、成熟期には全層で差が認められなくなった。

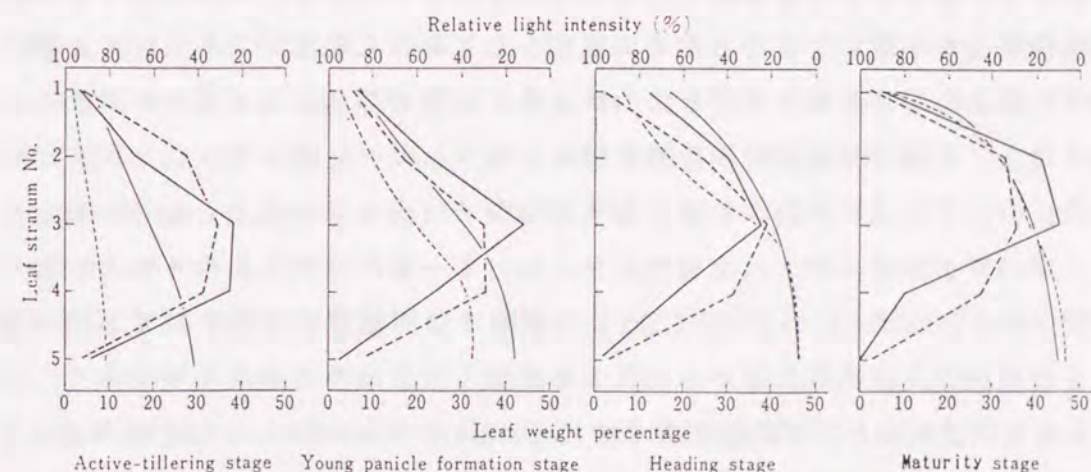


Fig. 3-6. The vertical comparison of leaf stratified structure and relative light intensity between the rice community sown directly and the transplanted community at four growth stage.

—: Leaf weight percentage of the community sown directly, ----: that of transplanted community, —: Relative light intensity in the community sown directly, ----: that of the transplanted community. The definition of leaf weight percentage is shown in Chapter 1. Numbering of stratum is the same as in Table 3-1. The results of vertical leaf distributions of a rice cultivar Yamabiko are presented for the two experiments—the direct sowing experiment being conducted in 1972 and that of transplanting in the year 1969 (Chapter 2) under almost identical cultural conditions.

注2) 各生育時期のD<sub>1</sub>~D<sub>5</sub>の平均値を肥料区ごとに求めた。



精籾収量は、第3-3表に示したように0-N, 10-N両肥料区ともに密度 $D_2$ で最大となり、ついで $D_3$ ,  $D_4$ ,  $D_1$ ,  $D_5$ の順となった。この結果から推定すると苗立の密度の適正值は100~400(本/㎡)にある。精籾収量はいずれの密度においても、基肥窒素施用(10-N)の方が無施用(0-N)より大きくなった。暖地の直播栽培で基肥窒素施用が省略されることの多い原因として、窒素の硝化<sup>142, 148)</sup>や直播水稻の過繁茂化<sup>143, 147)</sup>が挙げられている。本実験では播種後7~9日目に合計36mmの降雨があり、LAIの最大値は、10-N区の密度 $D_1$ ,  $D_2$ ,  $D_3$ ,  $D_4$ ,  $D_5$ でそれぞれ10.9, 6.1, 4.3, 3.7, 1.7であった。従って、 $D_1$ を除けば、一般に懸念される硝化作用や過繁茂を来したとは考えられない。

葉層構造の推移は第3-3図に示したとおりであり、両肥料区とも密度 $D_1$ と $D_2 \sim D_5$ とでは傾向を異にした。 $D_1$ では中層の葉重割合は肥料区によって若干の差が認められたが、上、下層については両肥料区とも常にはば一定であり、極端な高密度条件下では生育初期の葉層構造が生育後期まではば維持されるものとみてよい。節間伸長が他の密度に比べて小さいこと、葉身が相互に接触し支え合う程度が大きいこと、穂が弱小で登熟期を通じて稈の湾曲程度が小さいことなどがその原因としてあげられる。0-N区で上層の葉重割合が10-N区より小さくなったことについても、以上の原因によるものと考えられる。 $D_2 \sim D_5$ では上、中層の葉重割合が生育に伴って増大した。上層の増大については第1, 2章いずれにおいても認められ、中層の増大については第2章の結果とのみ一致した。生育に伴う上層の葉重割合の増大は水稻の生長における一般的傾向とみなされる。苗立の密度(本/㎡)が6.25( $D_5$ )から400( $D_2$ )の範囲では、密度の変化に対する葉層構造の変化に一定の傾向は見い出されなかった。これは第1, 2章と共通の知見であり、両章ともに移植水稻を供試材料として栽植密度(株/㎡)が10から40であったことを考慮すると、水稻の葉層構造に対する密度の影響は一般に小さいものと推定される。

精籾収量は、基肥窒素の有無にかかわらず幼穂形成期に葉重割合が上層で大きい方が高くなり(第3-5表)、上、中位の葉身が“葉先を揃えて草冠を形成する状態”(第2章第4節)となることがその原因と考えられる。出穂期以降については、10-N区では葉重割合が上層で大きくかつ中層で小さいほど収量が高くなり、0-N区では葉重割合と収量との関係について一定の傾向は見い出せなかった。10-N区のこの結果は第1章の結果と同様で、上位葉がより直立的であることが収量を高めることになるものと推定される。このような結果は、前章にも認められたように、好気象条件下で栽培が行われたことによってもたらされたものと考えられる。また10-N区の、中層の葉重割合が小さいほど収量が高くなる傾向については第2章における移植の普通期栽培にも認められ、移植、直播を問わず標準肥料条件下における品種ヤマビコの特徴であると推定される。両肥料区とも収量と

地上部全重との相関は黄熟期以降特に高くなった(第3-4表)。黄熟期以降、穂重が地上部全重の30~50%を占めることがその原因と考えられる。両者の相関係数は0-N区の方が10-N区よりもやや高いが、収量と葉層構造との相関係数は10-N区の方が高くなった(第3-5表)。この傾向は $r_{w-y}$ でより明確で、葉量が大きい場合に $r_{w-y}$ は小さくなった(第3-4図)。すなわち収量は葉量が小さい群落(少肥、分けつ盛期および成熟期)ほど現存量に左右されやすく、葉量が大きい群落(多肥、幼穂形成期および出穂期)ほど葉層構造の影響を受けやすいと考えられ、第1, 2章と同様の結果が得られた。これら2つの収量に関する傾向は第3-5図からも明らかであり、前者の傾向のLAIに対する変化率は大きく、後者の傾向の変化率は小さくなった。収量に対する群落構造の寄与の程度( $r_{con.}$ )はLAIが最大となる出穂期にさほど大きくならなかった(第3-4図)ことを考え併せると、LAIがかなり大きい場合、群落構造だけで収量の変動を十分に説明することはできない。これは第2章においても認められたところで、LAIが大きい場合、群落構造以外の何らかの要因も収量にかなり大きい影響を及ぼすものと推定される。

乾田直播水稻の葉層構造には、第1, 2章に述べた移植水稻に比べて分けつ盛期に下層の葉重割合が大きく群落内相対照度が低いという特徴が認められた。直播水稻の初期生育が旺盛で株の開張度が移植水稻より大きいことが、その原因と考えられる。幼穂形成期以降、直播水稻は上層の葉重割合がより大きくなったが、これは直播水稻の葉群の発達が旺盛で、相互しゃへいによって下位葉が枯死したためと考えられる。直播水稻の群落内相対照度が、生育に伴って下層の方から次第に移植水稻の値に近づいたことが、これを裏付ける。同様の傾向は、これまでも幾つかの報告がなされており<sup>5, 123, 143, 146)</sup>、直播水稻の群落の特徴とみなせる。

以上の様に、本実験では葉層構造を説明し得る2因子 $F_1$ ,  $F_2$ が極めて高い寄与率で抽出された。栽培法、品種、個体密度、施肥量の異なる水稻の葉層構造の解析を行ったところ、 $F_1$ ,  $F_2$ は第1, 2章および本章を通じて共通した作物学的性質を有することが判明し、葉層構造と収量との関係について上記の知見が得られ、葉層構造と収量との関係は、移植水稻と直播水稻で概ね共通するものの、相違点も存在することが明らかとなった。

#### 第5節 摘要

乾田直播水稻の葉層構造と収量との関係を究明する上で、苗立の密度および基肥窒素を幅広く変化させて検討することが必要である。水稻品種ヤマビコを用いて乾田直播栽培を行い、苗立の密度(本/㎡)を1,600~6,25の5水準、基肥窒素を施用(施用量10kg/10a)と無施用の2水準とした(合計10処理区、3回反復)、分けつ盛期、幼穂形成期、出穂期、黄熟期、成熟期の5生育時期に、群落の草高を5等分して層別刈取を行ったデータ(木下



## 序言

前編で、圃場に通常栽培された水稻群落における葉層構造と収量性の関連性について、いくつかの一般的傾向を得ることができた。この結果は幅広い栽培条件スペクトルを反映したものであるが、一方葉群構造そのものと収量性との直接的な関連性を示したものは言えないであろう。なぜなら栽培条件が変わることにより、葉群構造だけでなく、他の形質も変化する場合が一般的であるからである。前編における結果は葉群構造と連動しやすい形質の変化を含めて論じたものと考える必要がある。本編は、葉群構造そのものと収量性との関連は、いかなるものであるかを圃場実験で探求するものである。もとより、他の形質を変えることなく葉群構造だけを変えて収量性との関連を調べることは栽培的には非現実的ではある。しかしながら葉群構造の収量面での栽培的役割をより厳密に考察し評価するには、このような調査結果は基礎的資料として欠くことができないであろう。さらに、葉群構造を大きく支配する形質である葉傾角は、遺伝的に制御可能なことが示唆されており<sup>50)</sup>、従って他の形質が一定の場合に、収量性がより有利となる葉群構造を探ることは、草姿改良の育種においても重要な情報を与えるに違いない。

本編は、以上の点から、葉群構造だけが異なり他の形質が同一と見なせる水稻群落を、人工的に作出する方法を案出し、葉群構造だけのちがいが収量性や群落内光環境などに与える影響を調査する。この結果に基づき、育種の目的形質としての葉群構造を評価するとともに、前編と結果を比較することで、実際栽培における草姿の収量成立上の意義、役割を考察しようとするものである。

1973)を用い、各葉層の葉重割合を変量として主成分分析を行った(変量数5, 標本数150)。その結果第1, 2主成分で高い寄与率が得られ(第3-1表)、両主成分平面上の葉層の分布は第1, 2章と類似した(第3-1図)。そこで主成分軸を回転させて $F_1$ ,  $F_2$ 因子を得、これらを用いて直播水稻の葉層構造と収量との関係について解析を行った。

1. 軸回転によって得た因子 $F_1$ は上層の葉重割合が大きい程度を、 $F_2$ は中層の葉重割合が小さい程度をそれぞれ表わし得た(第3-2表, 第3-1, 2図)。

2. 葉層構造は生育に伴って上層の葉重割合が増大する推移を示し、極端な高密度を除けば苗立の密度による影響をあまり受けなかった(第3-4表)。

3. 精籾収量は地上部全重が大きいほど高く、この傾向は生育後期および基肥窒素無施用区において顕著であった(第3-4表)。

4. 精籾収量は、基肥窒素無施用区において幼穂形成期に葉重割合が上層で大きいほど高く、基肥窒素施用区において幼穂形成期および黄熟期に葉重割合が上層で大きいほど、また幼穂形成期、出穂期および成熟期に葉重割合が中層で小さいほど高いことが判明した(第3-5表)。

5. 精籾収量は、 $LAI$ が小さい場合地上部全重と、 $LAI$ が大きい場合葉層構造とそれぞれ相関が高い傾向を示した。また $LAI$ が著しく大きい場合、精籾収量はこれら2要因以外の何らかの要因に支配されていることが推定された(第3-4, 5図)。

6. 乾田直播水稻は移植水稻(第2章)に比べて、分けつ盛期には下層の葉重割合が大きく、幼穂形成期以降には下層の葉重割合が大きくなった。群落内相対照度については、乾田直播水稻の方が低く、生育に伴って下層から次第に両水稻間の差が縮小した(第3-6図)。

7. 乾田直播水稻の地上部全重と葉層構造とは、互いに独立性の強いことが判明した。

上記2, 4, 5, 7の知見は第1, 2章における移植栽培の結果とはほぼ一致し、葉層構造の時期的推移および葉層構造と収量との関係は水稻の栽培法の違いによって大差ない。また、葉層構造を表わす因子として、第1, 2章および本章を通じて共通した作物学的性質を有する $F_1$ ,  $F_2$ 両因子が得られた(上記1)。以上より、葉層構造と収量との関係の直播水稻にみられる特性が、移植水稻と対比することで明らかにされた。



## 第1節 緒言

水稻の葉身が稈となす角度（以下、葉傾角と略す）に関する実証的研究はこれまでに数多く行われてきた。これらのなかには葉傾角と群落内光環境との関係<sup>3, 11, 34, 40, 41</sup>、競争力との関係<sup>50, 154</sup>、耐旱性との関係<sup>39</sup>、罹病との関係<sup>81, 104</sup>、珪酸施用との関係<sup>48, 155</sup>、ハイブリッド稲育成との関係<sup>35</sup>などの研究もあるが、収量などの量的形質との関係についての研究<sup>20, 34, 35, 36, 37, 54, 74, 75, 78, 105, 108, 150, 156</sup>が最も多い。これらの研究の結果、稲の収量育種の面では、草姿は葉傾角も含め選抜基準として必要でない（但し陸稲の場合）とする見解<sup>105</sup>もあるものの、稲の葉身は直立したほうが収量が高く、その方向に栽培、育種すべきだとする見解が主流である。しかしながら、これらの研究は葉傾角が大きく異なる品種や系統の間での比較、あるいは同一品種であっても栽培条件を変えることによって葉傾角を変えた群落間での比較が大部分であり、葉傾角だけが異なる作物群落間で収量を比較した研究例はトウモロコシ<sup>7</sup>、大豆<sup>67</sup>、水稻<sup>128</sup>、大麦<sup>103</sup>などを用いた数少ない例が認められるに過ぎない。このような実験がその重要性に比べて数少ないのは、葉傾角の物理的な改変処理が多量の労力や時間を要するため、実験に十分なだけの群落の面積を同時に処理することが困難なことに由来する。

本章は、水稻群落の葉傾角のみを変化させる簡便かつ効果的な手法を考案し、草姿と収量との関係を解析するための有効性を、並木植えた通常の栽培条件下の水稻群落で検討したものである。

## 第2節 材料と方法

長稈の中間型水稻品種若葉および短稈の穂数型水稻品種中生新千本を京都大学農学部附属農場京都農場において1981年5月6日に苗代に播種し、6月11日に畦間30 cm、株間15 cmの間隔（栽植密度：22.2株/m<sup>2</sup>）で本田にそれぞれ1株2本で移植した。施肥については両品種ともに10 a当りの成分量で、基肥として窒素、磷酸、カリをそれぞれ4, 12, 6 kg全層に施し、追肥として分けつ肥を両品種とも6月28日に窒素のみ4 kg、穂肥を若葉8月1日、中生新千本8月4日に窒素のみ2 kg、実肥を両品種とも9月4日に窒素2 kg、カリ4 kg、いずれも表層に施した。

葉傾角を改変する処理（以下、直立葉処理、水平葉処理）は、第4-1図に示した要領で実施した。外径12 mm、内径4 mmのRSBゴムチューブおよび外径10 mm、内径3 mmの

シリコンゴムチューブを、それぞれ長さ8～12 mmと6～9 mmとに切断して2種類の円筒を作り、それぞれの側壁の1個所に、切断面に対して垂直の切れ目を入れた。このチューブ片を、直立葉処理を施す株（以下、直立葉株）については、葉耳のすぐ上の高さで葉身が稈に密着するように、稈および基部の葉身を円筒内部に包み込む状態にして装着した。一方、水平葉処理を施す株（以下、水平葉株）では、チューブ片を葉耳のすぐ上の高さで葉舌を稈に密着させたまま、葉身の上面がチューブによって下側に押さえつけられるように、稈および葉舌を円筒内に包み込む状態にして装着した。両株ともに下位の葉身に大きいRSBゴムチューブを、上位の葉身には径の小さいシリコンゴムチューブをそれぞれ用いることでチューブが装着部位に強く固定され、容易に外れることのないよう配慮した。ただし、止葉の水平化については、チューブ装着部位の稈が細くチューブ片の稈への固定が不十分であったので、同様の細工を施した外径3 mm、内径1 mm、長さ5～7 mmのシリコンゴムチューブをあらかじめ止葉直上部の稈に装着し、その外側に内径3 mmのチューブ片を装着した。直立葉処理は各株の上位4葉、水平葉処理は同じく3葉を対象に、両処理とも各品種100株（5畦×20株）ずつ全ての葉身について施し、それぞれ直立葉区、水平葉区とした。またこれらとは別に、両処理を施した稈の部位より約1 cm上方に葉傾角を変えことなく各品種48株（6畦×8株）の上位4葉全てについてゴムチューブ片を装着した区を設け、これを無改変区とした。これらの処理はいずれも穂揃期（若葉8月28日、中生新千本9月1日）に行い、成熟期（若葉10月17日、中生新千本10月24日）に終了した。以上の3処理区およびチューブを稈に全く装着しなかった対照区の合計4区の水稻群落について、処理直後の穂揃期に1区につき平均的な穂数を有する4株を、また黄熟期（若葉9月19日、中生新千本9月23日）および成熟期には同じく2株を、いずれも10 cm間隔で層別刈取を行い、加熱乾燥後器官別に秤量した。この刈取の際に撮影した各区の群落断面の写真を用いて、1区当たり約20枚の葉身の葉傾角を分度器で測定した。さらに層別刈取の0～2日前の曇天時に、各区の層別群落内相対照度を畦の中心および畦間についてそれぞれ10回ずつ測定した。また、対照区についてのみ、上記3時期に平

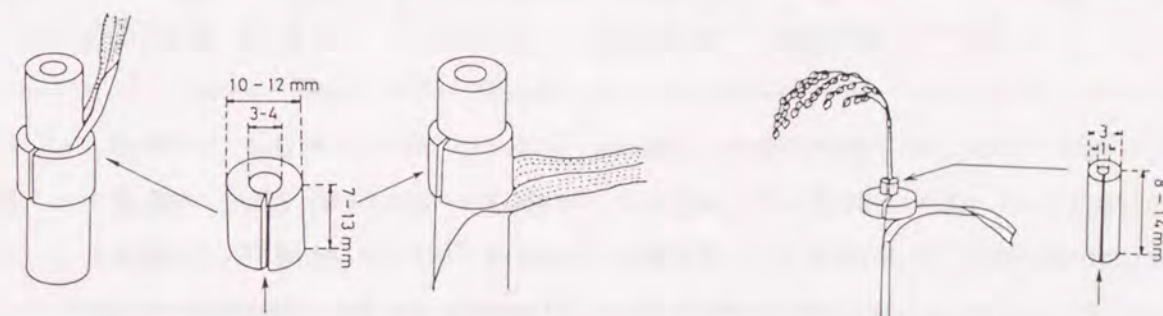


Fig. 4-1 Method for making leaf angle with silicon and RSB rubber tube towards vertical and horizontal level in rice plant.



均的穂数を有する3～5株について葉位別に葉面積および葉重を測定し、これより処理区の層別葉面積指数を算出した。成熟期には全部の区の地上部を収穫し、各品種の平均的穂数を有する9～11株について各区の収量調査を行った。

第3節 結果

1. チューブ装着による株の傷害

装着したチューブの全重は直立葉株および無改変株で1茎当り約3.3g、水平葉株で1茎当り約1.5gであり、直立葉区では登熟後期に稈が10～20度湾曲する株が一部に認められた。中生新千本を水平葉処理するとき一部で葉身の中肋が着生部位で折れた他は、処理終了後ゴムチューブ装着部位の稈および葉身の硬、軟化、変形、変色などの異常は外観上、全く認められなかった。

2. 葉傾角

各区の株の葉傾角を第4-1表に示した。若葉、中生新千本両品種の葉傾角はほぼ等しく、ともに穂揃期から成熟期まではば一定の値を維持した。葉傾角の処理区間差は顕著で、直立葉区、対照区、水平葉区の葉傾角はそれぞれ80～87度、43～60度、-10～20度であった。

Table 4-1 The angle between leaf blades and stem treated for rice cultivars Wakaba and Chusei-shinsenbon.

Leaf treatment	Wakaba			Chusei-shinsenbon		
	Full heading	Yellow ripening	Maturity	Full heading	Yellow ripening	Maturity
Vertical	10.4	7.0	7.1	5.8	4.0	3.3
Control	30.9	38.6	45.3	31.3	37.0	38.3
Horizontal	71.0	83.0	86.4	88.8	89.6	83.6

The values were averages over 10 to 20 measurements by protractor on the potograph of vertical section of rice community in each plot.

3. 群落の構造

1) 葉層構造

穂揃期および成熟期における葉層構造を若葉について第4-2図に、中生新千本につい

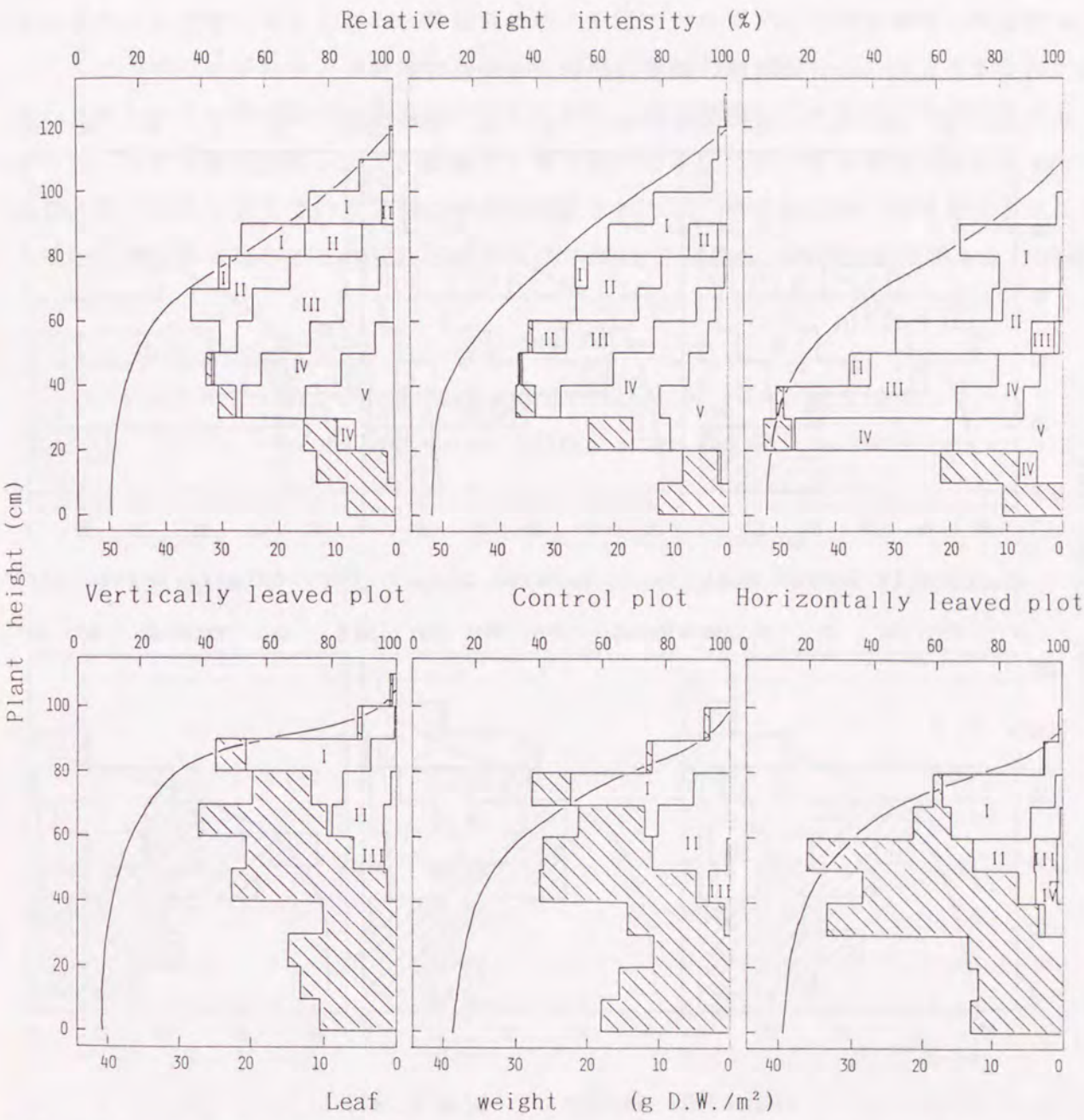


Fig. 4-2 Vertical distribuion of leaf weight (staircase-like line) and relative light intensity (curved line) in the community of rice cultivar, Wakaba at full heading time (start of leaf treatment: upper figures) and at maturity time (lower ones).

I ~ V show the leaf position on the stem counted from top, i.e., I is the uppermost leaf (flag leaf). Shadowed part shows the dead leaf.



て第4-3図に示した。I~Vは頂部からの葉位を表し、Iが止葉である。黄熟期の葉層構造はいずれの区においても穂揃期と成熟期のほぼ中間的な構造であり、ここでは示していない。穂揃期の葉層構造では、両品種とも直立葉区が水平葉区に比べ上層の葉重が顕著に大きくて下層の葉重が小さい分布を示し、対照区の構造は両区の間間的分布を示した。

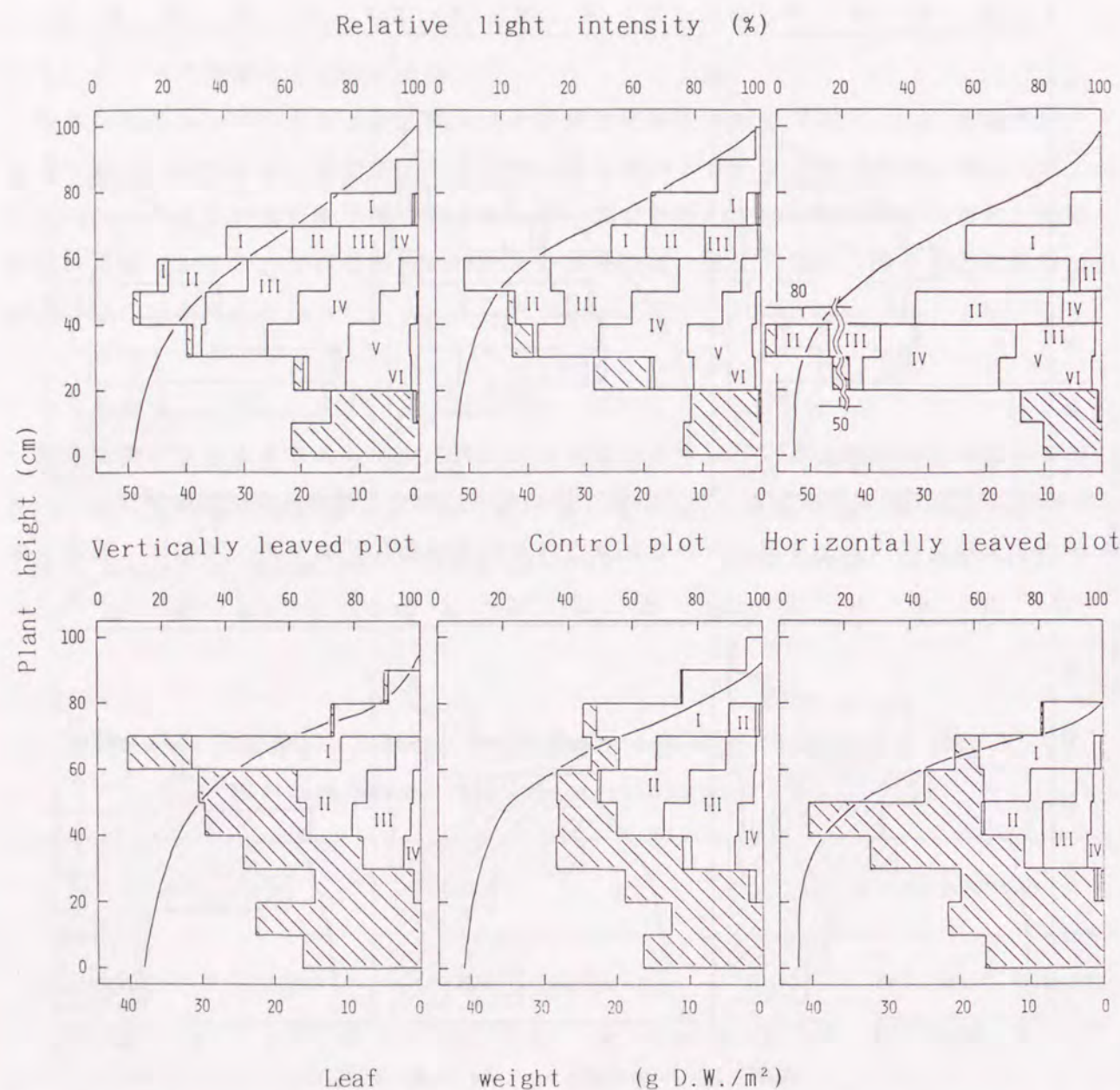


Fig. 4-3 Vertical distribution of leaf weight (staircase-like line) and relative light intensity (curved line) in the community of rice cultivar, Chusei-shinsenbon at full heading time (start of leaf treatment: upper figures) and at maturity time (lower ones).

I ~ V show the leaf position on the stem counted from top, i.e., I is the uppermost leaf (flag leaf). Shadowed part shows the dead leaf.

成熟期にもこのような直立葉区と水平葉区との差異は依然として存在したが、穂揃期ほど顕著でなかった。

## 2) 基準化された葉層構造

生育時期や品種の異なる葉量の鉛直分布構造に注目して比較する場合には、葉層構造を草高と全葉重について基準化（相対化）した後比較するほうがそれぞれの特徴を視覚的にも数量的にも把握しやすくなると考えられる。そこで、まず各区の葉層構造（葉層数8~13）についていずれも10葉層となるよう各層の葉重を比例配分し、葉重を葉面積に換算した後これらの葉面積の全葉面積に対する割合（葉面積割合）を各区について求めた。次いで、これらを特性値として、前編第1章で述べた手法に基づき主成分分析を行った。結果、第3主成分までで約82%の情報が要約されたが、第3主成分（寄与率15%）の解釈が困難であったのでこれら3主成分をバリマックス変換し、作物学的意味をより明確

Table 4-2 Factor loadings and contribution rates of first, second and third factors after the varimax rotation.

Leaf stratum number	Factor loading		
	First factor	Second factor	third factor
1	0.04	-0.24	0.72
2	0.18	-0.21	0.85
3	0.83	-0.30	0.13
4	0.82	-0.15	-0.31
5	-0.02	-0.42	-0.74
6	-0.82	-0.14	-0.44
7	-0.78	0.49	-0.32
8	-0.58	0.75	-0.08
9	-0.26	0.94	-0.03
10	-0.04	0.87	-0.09
Contribution rate (%)	30.8	28.6	22.1

Canopy architecture was evenly divided into 10 strata - leaf stratum number 1 being the uppermost stratum and 10 is the lowest one.



に解釈できる3因子を得た。これらの因子負荷量と寄与率を第4-2表に示した。葉層の番号は1が最上層を、以下順次下がって10が最下層を表わす。第1, 2, 3因子はそれぞれ20%以上の大きい寄与率を示し、以下のような意味を表現するものとみなすことができる。第1因子は葉層3および4と正の相関、葉層6および7と負の相関を有し、上層の葉面積割合が大きかつ下層の葉面積割合が小さい程度を表わす。第2因子は葉層8, 9, 10と正の高い相関を有し、最下層付近の葉面積割合の大きい程度を表わす。第3因子は葉層5と負の相関、葉層1, 2と正の相関を有し、中層の葉面積割合が小さく、かつ最上層部の葉面積割合が大きい程度を表わす。これら3因子の各区ごとの得点を第4-3表に示した。若葉では、第1因子は3生育時期ともに直立葉区のほうが水平葉区よりも大きくなり、直立葉区の葉面積割合が上層でより大となったことを示した。第2因子は各処理区ともに穂揃期で大きくなり、この時期に最下層部の葉面積割合が大となったことを示した。第3因子は穂揃期に直立葉区の値が水平葉区に比べ小さくなり成熟期には逆に大きくなって、直立葉区のほうが穂揃期に中層の葉面積割合が大となり、その分だけ最上層の割合が小となったが、成熟期にはその逆となったことを示した。対照区の各因子得点は直

Table 4-3 Factor scores of each leaf treatment plot at three ripening time.

Growth time	Leaf treatment plot	Wakaba			Chusei-shinsenbon		
		First	Second	Third	First	Second	Third
		factor	factor	factor	factor	factor	factor
Full heading	Vertical	0.00	1.78	-0.43	-1.07	-0.07	-0.91
	Control	-0.06	3.70	-0.41	-1.08	-0.32	-0.88
	Horizontal	-1.49	1.74	0.69	-2.54	-0.45	0.50
Yellow ripening	Vertical	0.81	-0.21	-0.78	0.05	-0.23	-0.78
	Control	-0.06	-0.44	-1.18	-0.48	-0.88	-0.79
	Horizontal	-0.76	-0.91	-0.62	-0.03	-0.62	0.57
Maturity	Vertical	2.12	0.23	0.01	0.87	-0.08	-1.08
	Control	1.56	0.04	-0.63	0.10	-0.41	-0.24
	Horizontal	1.68	0.05	-0.74	0.29	-0.47	1.07

立葉、水平葉両区のほぼ中間的な値をとった。

中生新千本では、第1因子については若葉の場合と同様の傾向、第2因子については水平葉区に比べ直立葉区で若干大きい値、第3因子については3生育時期ともに直立区のほうが大きい値を、それぞれ示した。このように、登熟が進むにつれて上層の葉面積割合は大きくなること、いずれの生育時期でも直立葉区のほうが水平葉区よりも上層の葉面積割合が大きいこと、対照区は直立葉、水平葉両区のほぼ中間の傾向を示すことが、両品種に共通する傾向として認められた。

3) 葉層における葉位別葉重比率

各区の水稻群落の葉層を厚さの等しい5層に分けて、各層における各葉位の葉重が葉層内全葉重に占める割合を第4-4図に示した。葉層はS<sub>1</sub>が最上層を、以下順次下がってS<sub>5</sub>が最下層を表わす。また第4-2, 3図と同様にIは止葉を、II, IIIと下がってVIは止葉から数えて6枚目の葉を表わす。いずれの葉層においても葉重割合は若葉と中生新千本とで類似し、穂揃期においては最上の葉層S<sub>1</sub>でI, S<sub>2</sub>でI, II, III, S<sub>3</sub>でII, II, I, IV, S<sub>4</sub>でIII, IV, V, 最も下の葉層S<sub>5</sub>でIV, V, VIが、また成熟期においてはS<sub>1</sub>でI, S<sub>2</sub>でI, II, III, S<sub>3</sub>でII, III, IV, S<sub>4</sub>でIII, IV が、それぞれ全葉重の大半を占めた。直立葉処理と水平葉処理の差は両品種とも穂揃期において顕著で、葉層S<sub>2</sub>ではI, IIの割合が直立葉で、III, IVの割合が水平葉でより大きくなった。また、S<sub>3</sub>ではIIの割合が直立葉で、IVの割合が水平葉でより大きく、S<sub>4</sub>ではIIIの割合が直立葉で、Vの割合が水平葉で、それぞれより大きくなった。

4. 群落内光環境

対数変換した群落内相対照度と積算葉面積指数との関係を穂揃期および成熟期について第4-5図に示した。葉層の高さが同じであればいずれの区でも畦間、畦中央の相対照度の差はわずかであったので、ここでは両者の平均照度で示してある。水稻群落内における光の減衰はこの図から明らかなように、品種、処理区、登熟時期を問わずいずれの場合にも、異なる傾きを持つ3つの過程から成ることが認められた。すなわち、群落上層部において急激に光が減衰する過程、中層部において一定の割合で徐々に光が減衰する過程、それに下層部において不規則的に光が減衰する過程である。葉傾角処理効果は、青葉が多く存在する中層部の過程に最も強く影響を及ぼすものと予測されるので、この層の回帰直線を求め、図中に実線で示した。この直線の傾きの絶対値が主として青葉を対象とした場合の吸光係数となり、Kの値で示してある。若葉では、穂揃期および黄熟期において吸光係数は水平葉区で大きく直立葉区で小さくなり、無処理区では直立葉区により近い値を示したが、成熟期にはその値がいずれの区でも大きくなった。中生新千本の吸光係数については穂揃期には若葉とはほぼ類似の傾向で、成熟期には直立葉区の値が水平葉区に比べて小さくなった。吸光係数の葉傾角処理区間差は中生新千本の方が若葉よりも大であった。



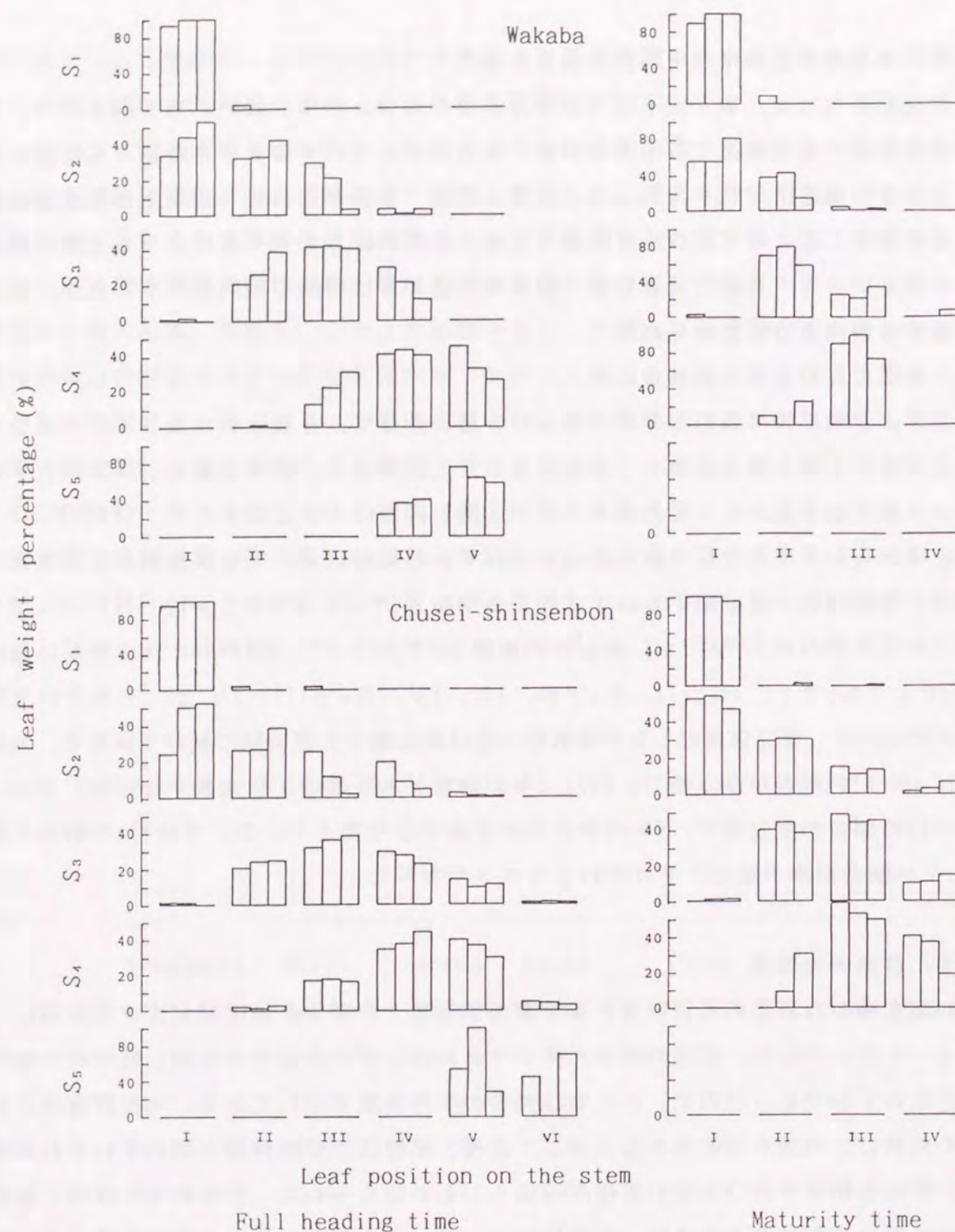


Fig. 4-4 Weight percentage of individual leaves at different nodes on the stem in the leaf stratum of rice cultivars Wakaba and Chusei-shinsenbon.

Canopy was evenly divided into five strata -  $S_1$  being the uppermost stratum and  $S_5$  is the lowest one. I to VI are the same as in Fig. 4-2. The left, central and right bars represent the leaf weight percentage of horizontally leaved, control and vertically leaved canopies, respectively.

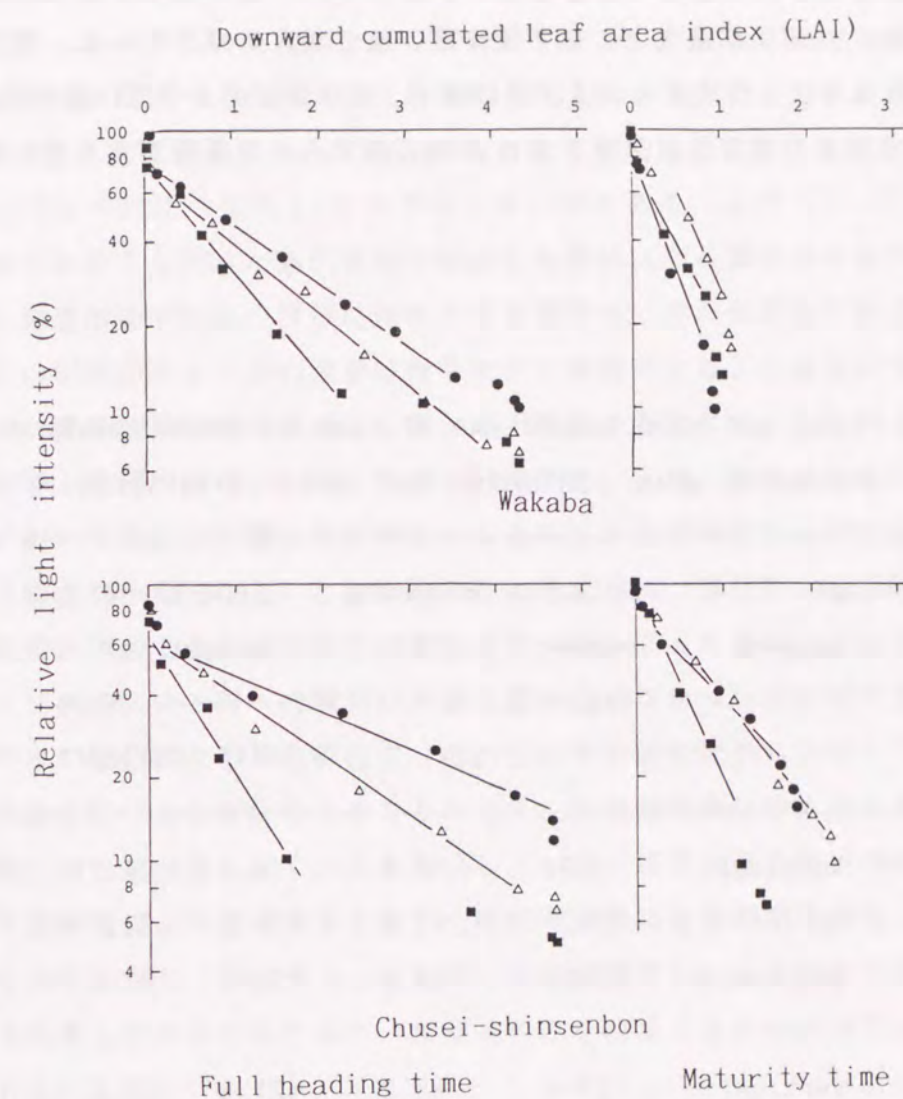


Fig. 4-5 Relationship between relative light intensity and downward cumulated leaf area index in rice canopy of cultivars Wakaba and Chusei-shinsenbon.

●: leaf election treatment, △: control, ■: leaf drooping treatment. The straight line is the regression line at the strata only with alive leaf and stem and without ear and dead leaf.



## 5. 収量および収量構成要素

各区の収量および収量構成要素を第4-4表に示した。不完全粒歩合は両品種ともに葉傾角処理区間差が顕著で直立葉区が最も大きく、以下水平葉区、対照区の順となった。しいな歩合はいずれの区でも2~5%の小さい値で、このため登熟歩合は不完全粒歩合に大きく左右され、対照区が最大で、以下水平区、直立葉区の順となった。粗玄米収量をみると、若葉では水平区と対照区とがほぼ同じ値で、直立葉区がより低い値を示したのに対し、中生新千本では直立葉区と対照区とがほぼ同じ値で、水平葉区がより低い値を示した。

Table 4-4 Yield and yield components of rice cultivars Wakaba and Chusei-shinsenbon given different leaf angle treatments.

Cultivar	Leaf treatment	Spikelet number ( $\times 10/m^2$ )	Ripening (%)	1000-kernel weight (g)		Yield (g/m <sup>2</sup> )	
				all*	filled**	all*	filled**
Wakaba	Vertical	2734	80.4	18.6	21.2	507	465
	Control	2591	91.6	20.6	21.7	532	515
	Horizontal	2665	87.8	20.1	21.7	537	507
Chusei-shinsenbon	Vertical	2744	85.2	21.5	23.2	589	542
	Control	2680	90.8	22.1	23.3	593	568
	Horizontal	2598	87.5	21.9	23.5	570	533

1000-kernel weight and yield were the weight of hulled rice adjusted to 15 percent moisture content. \* and \*\*: The weights of all grain and filled grain which was selected using  $(NH_4)_2SO_4$  solution at a specific gravity of 1.06, respectively.

## 第4節 考察

一般に水稻の葉傾角の変化が群落の構造や内部環境および収量をどのように変えるかを調査する場合には、葉傾角の改変処理が葉傾角のみを変化させ他の形質の影響は可能な限り小さいこと<sup>13)</sup>、およびこの処理が一定期間持続することが望ましい。本実験で葉傾角の改変に使用したゴムチューブの1茎当り重量約3~4gから、チューブが稈を湾曲させるモーメントの大きさを概算すると約200g・cmとなり登熟後期における穂重(2~3g)から求まるモーメントに比べると1/2以下の小さい値である。このチューブを稈に装着しただけで葉傾角を変えなかった無改変区の群落の外観は、同じ葉傾角をもちチューブを装着していない無装着の対照区の群落に比べて登熟期間中、差異が認められず、通常の栽培条件下ではこの程度のチューブの装着は稈を大きく湾曲させることは無いものとみなせる。直立葉区では登熟後期に稈の湾曲した株が若干数認められたが、これは上述したようにチューブの装着が原因ではなく、むしろ葉身の直立化により、株全体の重心が高くなること、葉冠部において風圧の影響を受けやすくなることおよび隣接する稈や株の葉身相互間で支持し合う程度が小さくなることに起因すると考えられ、育種的、栽培的に水稻の葉身の直立化を目的とするときには同時に稈を強固かつ短くする必要のあることが示唆される。ゴムチューブ装着による稈への障害は外観上認められなかったが、葉身では水平葉処理した中生新千本の下位葉身の着生部位で、折れ曲がり若干認められた。これは葉傾角を90度以上に強く上げたときに生じることが多く、水平葉処理は中生新千本のように中肋の軟弱な品種に対しては施しにくいことを示している。葉身は直立葉処理によりほぼ鉛直に、また水平葉処理によりほぼ水平となり、両処理効果は登熟期間中持続した(第4-1表)。これらのことから、ゴムチューブを用いた本処理方法は、上述の折れ曲がりを生じさせないように注意して行うことにより、葉傾角のみを改変するための有効な手法となることが認められる。

葉傾角の改変処理直後(穂揃期)の葉層構造は両品種とも直立葉区のほうが水平葉区に比べ上層でより大きく下層でより小さい葉重密度の鉛直分布を示し、前者の吸光係数がより小さくなった(第4-2, 3, 5図)。このことは直立葉処理により群落内の光透過が良好となったことになり、LAIが大きい場合には直立葉区のほうが光エネルギー利用上有利な体制となったこと<sup>20)</sup>を推測させる。両品種の対照区の葉層構造および光環境は直立葉区のそれに近い分布を示したが、これは対照区の葉傾角が両品種ともに60度と小さく、葉身が比較的直立しているためである。成熟期には両処理区間の葉層構造差が明瞭でなくなり、吸光係数の両区間差も小さくなった。これは成熟期には穂重が大きくなるため稈が頂部から湾曲した結果、直立葉区の葉身は水平化し、水平葉区の葉身は逆に直立化したことによるものと考えられる。

葉層構造を相対葉面積密度の鉛直分布で検討した結果、葉層構造を説明する3つの因子



が得られた（第4-2表）。これらの因子はその作物学的性質から見て、第1因子と第3因子は前3章（前編第1, 2, 3章）で示した第1因子と第2因子にそれぞれ相当するとみなせる。また、本章の第2因子は前3章の第2因子の一部を構成するものと考えられるが、第3因子とは独立した因子となった。このことは、葉密度の鉛直分布の分析を、本章では登熟期の葉群だけに限ったのに対し前3章では全生育期の葉群を対象に行ったこと、本章では葉層数10としたのに対し、前3章では5としたことなどに起因すると考えられる。すなわち、水稻の葉層構造を、より多くの層を用いて登熟期に限定して詳細に分析した場合、登熟の進行に伴って下層が枯れ上がる（本実験における第2因子）は、中層の相対葉面積密度の大小（同じく第3因子）に無関係となることを意味するといえる。直立葉区の第1因子は水平葉区より大きく、葉身の直立的な群落のほう为上層の相対葉面積密度は大きくなった。これは葉身が直立することにより上位から2~3枚目の比較的長い葉身がより上層に移行することによる結果と考えられるが、本実験とは逆の結論を下している結果<sup>128)</sup>もあり、今後の検討を要する。

各層における葉位別葉重の構成割合は、両品種間で莖数、葉数、葉長などが異なるにもかかわらず差異がほとんど認められず（第4-4図）、葉層構造の葉位構成は品種間の草型差に左右されにくいことが示された。この構成割合の葉傾角処理区間差は穂揃期に顕著で直立葉区は水平葉区に比べ上層で上位葉の占める割合が高く、下層で下位葉の占める割合が高くなった。一般に上位葉は下位葉に比べ若くて光合成活性が高い傾向にある点を考慮すると、直立葉のこの傾向は乾物生産により有利な体制であることを示している。

水稻群落内では3段階の光減衰の過程が認められた（第4-5図）。上層の過程は穂および止葉による遮光、中層の過程は青葉による光吸収、下層のそれは株基部や枯葉による遮光によるものと考えられる。従って、吸光係数を水稻群落の全葉層を通じて1つの値で求める方法は、少なくとも節間伸長期以後においては不適切であることを示している。吸光係数は、堀江・桜谷<sup>28)</sup>の指摘にもあるように、水稻群落の場合穂および下層の枯死葉群が存在しない中位の葉層のみを対象にした測定値に基づいて求めることが望ましいと言える。穂による相対照度の低下が30~40%の大きい値であったことは、一般に穂よりも上部に位置する葉身の量が登熟期の乾物生産に大きく貢献し、直立した長い上位葉や出すくみ状態の穂を有する草姿が光合成に対する有効な受光態勢となり、収量が増加する可能性を示唆するもので、Saini and Kumar<sup>108)</sup>、斎藤ら<sup>109)</sup>の結果に一致する。

各区群落の単位面積当り粗粒数（しいなを除く）は等しいとして、粗玄米収量を算出して区間比較を行った。この粗玄米収量を若葉についてみると直立葉区が対照区および水平葉区に比べ低くなり、中生新千本については水平葉区が直立葉区および対照区に比べ低くなった（第4-4表）。長稈である若葉の場合登熟後期の直立葉区の稈は一部湾曲し、群落内の吸光係数が大きくなった（第4-5図）ため稔実が悪化して（第4-4表）直立葉区の収量が低下したと考えられるが、中生新千本では穂揃期および成熟期に水平葉区の吸

光係数が直立葉、対照両区に比べ大きく（第4-5図）、登熟期における水平葉区の受光態勢は不良であったため収量が低下したものと考えられる。本実験では中生新千本のように葉身の直立化処理による収量への効果は対照区と比べた場合明瞭でなかったが、これは供試品種の処理前の葉身が比較的直立であること、および群落内の葉身の方位角の分布がほぼ均一になった<sup>145)</sup>としても、本実験のように並木植えの場合には葉量の水平分布は一樣にはならなかったであろうことが原因の一つとして考えられよう。さらに、葉身の直立化が地温、水温などの光以外の群落内環境を悪化させた可能性<sup>145)</sup>も考慮されなければならないだろう。中生新千本の結果は、本実験の設定条件下においては、この品種が育種過程において収量的に理想に近い葉群構造を持つよう選抜された可能性を示すものと考えられる。なお、葉身がより水平な品種で、株の配置がより均一に分散している場合の本処理効果の概略については別報<sup>72)</sup>を参照されたい。

以上のように、ゴムチューブを稈に装着することによる水稻群落の葉傾角の改変方法は、稲体をさほど損傷することなく比較的簡便に葉群構造を顕著に変化させることができ、これに伴って群落内光環境も変化した。この結果、本手法が同一品種、同一栽培条件下の水稻群落において、葉傾角だけを直立、水平のどちらにも改変させ得るものとして有効であることが確認された。一方、群落内光環境の変化にもかかわらず、これに伴う収量の変化は本実験の範囲内では小さいものであった。水稻の草姿の改良による増収を期待するには、葉身の直立化による稈の湾曲の防止や穂より上層に存在する葉量の増大化を必要条件の一つとして考慮することが必要であろう。

## 第5節 摘要

水稻の理想的な草姿を求めるには、葉身の傾きそのものが収量性に与える影響を知る必要があり、その葉身の傾き（葉傾角）以外の形質が同一である群落同士で収量を比較することが望ましい。本実験は、簡便に水稻の葉傾角のみを変化させる手法を考案し、並木植えした通常の栽培条件下で、登熟期に直立葉、水平葉それぞれを有する群落の収量性を検討した。

若葉および中生新千本を京都大学農学部京都農場において30×15cmの間隔で移植栽培した。内径3~4mmの肉厚ゴムチューブを約9mmの長さで切断し、縦に1箇所切り目を入れたものを第4-1図に示した要領で稈に装着し、上位4葉全てを直立させた区（直立葉区）と3葉全てを水平にした区（水平葉区）を設けた。処理は穂揃期に1区約100株（5畦×20株）に対して実施した。結果は以下のとおりである。

1. チューブ片の全重は1茎当り直立葉区で約3.3g、水平葉区で1.5gで、直立葉区で登熟後期に稈が若干湾曲する株が一部に生じたほかは、チューブ装着による障害は



外観上認められなかった。

2. 若葉，中生新千本ともに処理によって葉傾角は大きく変化し，登熟期間中維持された（第4-1表）。

3. 葉層構造は両品種ともに直立葉区のほうが水平葉区に比べ上層の葉重が大きく下層で小さい分布を取り，これは穂揃期に顕著であった（第4-2，3図）。この葉層構造を既報の手法によって基準化した後，主成分分析法で解析すると，葉層構造を特徴付ける3つの独立した因子が得られた（第4-2表）。また葉層構造を葉位別にみると，上層で上位葉が占める割合は直立区のほうがより大きい値を示した（第4-4図）。

4. 群落内の入射光は，穂によって急激に減衰する上層，青葉によって漸進的かつ直線的に減衰する中層，枯葉や株基部によって不規則に減衰する下層の3つの減衰過程から成り立っており，中層の過程について吸光係数を求めたところ，穂揃期には直立葉区での値が最も小さく，無処理区ではこれより若干大きい値を示し，水平葉区での値はこれらよりかなり大きくなった（第4-5図）。

5. 粗玄米収量は，若葉では直立葉区がより低い値を，中生新千本では水平葉区がより低い値を示し，前者は登熟後期の稈の湾曲によって，また後者は葉身の水平葉化によって，それぞれ群落内の光環境が悪化したことによるものと考えられた。

以上の結果より，ゴムチューブを用いた水稻葉傾角処理法は葉傾角のみを変える手法として有効であること，栽培的，育種的に葉身を直立化させる場合，短稈化などにより稈を丈夫にすること，穂と止葉の着生部との間をできるだけ短くすることが必要となるであろうことなどが認められた。

### 第3編 水稻群落の葉位別の葉傾角と収量性のモデル解析

#### 序言

第1編および第2編において水稻群落の葉群構造は，単独の場合も，また他の関連形質を随伴した場合も，収量性に一定傾向の影響を与えることが明らかとなった。それでは，どのような葉群構造のときに収量が最大となり，その最大値を取るときの葉群構造は葉や穂の形状，環境条件の違いによってどのように変化するであろうか。この問題は，作物群落を研究する場合にもっとも究極的な課題の一つであると言える。しかしながら，この疑問を圃場で得たデータに基づいて帰納的な手続きで解決する場合には，膨大な数量，かつ設定条件の細かい実験を実施することでデータを集積する必要に迫られるであろう。前編で示した葉傾角改変の手法においても，葉傾角をより細かく変化させることは不可能であり，そのため得られる葉群構造の形態に限界があった。さらにその解析においても，集積したデータの性質によっては解析に適した手法を新たに開発する必要があることもあり，これには多くの労力が費やされることが多い。このような実験手法上および解析手法上の限界を克服するには，一般には理論から出発する演繹的アプローチが有効性の高い場合が多い<sup>86)</sup>。これまでに，植物の物質生産の分野では門司・佐伯<sup>82)</sup>，佐伯<sup>107)</sup>による理論の提出以来，主としてコンピュータを用いたシミュレーション実験によって，成果があげられてきた<sup>26)</sup>。このうち，異なる葉群構造の群落を比較して物質生産の大小を論じたものは多いものの，物質生産が最大となる葉群構造を提出した例は未だない。

本編は，穀実収量成立上，もっとも重要な時期の一つである登熟期における水稻の葉群構造が，どのようなときに最大となるのかを決定する計算モデルを開発し，その入力パラメータを変えることで，葉身や穂の形状および光環境条件を様々に組み合わせたときの，それぞれの状態下における最大収量をもたらすであろう葉群構造の姿を明らかにしようとする。これにより得られた理論的結果と，これまでに述べた実証的，実験的結果との比較から，本モデルの妥当性を考察し，登熟期的水稻草姿が収量に与える影響度を評価するとともに，収量的にもっとも有利となるであろう栽培的，育種的目標としての水稻の草姿を提案するものである。



## 第1節 緒言

水稻の個葉の光-光合成は、多収を論ずるための基礎的資料として捉えられ、研究されてきた。登熟期における個葉の光-光合成特性は特に注目され、数多くの測定が行われてきている。しかしながらこれらの測定結果と、群落光合成との間には明確な関連性が常に認められるとは言い難い。Army and Greer<sup>8)</sup>は、作物増収の諸段階について論じ、作物増収には、1. 葉面積指数の拡大、2. 草姿の改善、3. 個葉の光合成の改善、の3段階の過程を経ることを提唱した。これによれば、我国の水稻については現在、第2段階の途中付近にあると考えられ、近い将来第3段階の、個葉の光合成特性の改善が促進されることが期待されよう。現在の生物工学の急速な発達がこれを現実のものとするかもしれない。しかしながら、この過程は次段階への展開が前段階の完了を必ずしも必要とするわけではないであろう。第2段階の草姿の改善が進めば第1段階のLAIの適切な大きさについて新たな提案がなされるかも知れず、第3段階の個葉の光合成特性の改善によって第1および第2段階の草姿やLAIへの新たな改善要求が提起される可能性は十分に考えられる。新たな段階で改善が進むことで、それ以前の段階の見直しが行われ、更なる増収を目指すのが現実的であろう。本研究は、現在存在する様々な個葉の光-光合成特性を有する水稻について、群落光合成を最大にするためにどのような草姿を有することが望ましいかを明らかにし、さらに近い将来、出現するであろう改善の進んだ光-光合成特性を有する水稻品種の草姿についても同様の検討を加えることで、現在の品種群および未来の多収品種それぞれの取るべき草姿を描き出すことを目的とするものである。

## 第2節 材料と方法

登熟期における水稻群落の各葉位の葉身角度（葉傾角）分布が群落光合成に与える影響の程度を知ることが目的として、光合成量が最大または最小となる時（このときの草姿を以下、それぞれ理想型草姿、逆理想型草姿と呼ぶこととする）の各葉位の葉傾角を求めるモデルを開発した。モデルは下記の7条件を満足する登熟期の水稻群落を対象とし、止葉を含む上位5葉の葉傾角をそれぞれ独立して任意に可変できる構造になっている。この群落を下記の1)～11)に詳述した方法により、群落光合成とその日量を評価できる。モデルは附に示したようにプログラミング言語フォートラン77を用いて、京都大学大型計算機センターの富士通製スーパーコンピュータにより計算した。本モデルの入力変量及

びパラメータを第5-1表に、出力変量を第5-2表に示した。入力変量には水稻の生理的条件および光環境条件が含まれ、これらの値を変えることにより、異なる光環境条件下における、様々な状態の水稻群落の理想型草姿および逆理想型草姿を求めることができる。出力変量については、理想型草姿と逆理想型草姿のそれぞれを最初に層数97として計算し、次いでその結果をもとに、層数10に再配分した。なお、最初の総数を97としたのは、京都大学大型計算機センターのスーパーコンピュータのジョブ当りCPU時間が最長180分に制限されていることによる。さらに10層全ての葉面積の合計に対する各層の相対値(%)をも葉傾角に加えて算出した。本モデルにおける解析の手順は以下の通りである。まず、以下に示す7つの条件が近似的に成立するような登熟期の水稻群落を仮定した。

1) 水稻の各葉位の葉身および穂それぞれの、任意の高さにおける水平的存在密度は均一である。

2) 葉身の稈における着生基部の高さは、葉位が同じであれば群落内のいずれの稈についても等しい。また、穂の着生基部高も同様に、いずれの稈についても等しい。

3) 葉身は、湾曲度のない平面であり、葉位が等しい場合、葉長、葉幅及び葉傾角の葉間変異は無いものとする。また、葉幅は同一葉身上ではどの部位も等しいものとする。

4) 入射光は、水稻群落表面（草冠）上では、一様な強度である。

5) 各葉の光合成速度は中、光強度が弱いときには光強度のみに依存し、後述の第5-2式が適用できる。

6) 稈当り着生葉数及び穂数はいずれの稈も均一で、それぞれ5枚及び一本とする。

7) 群落内での光の減衰は、穂及び葉身の光吸収にのみ支配され、稈及び枯葉による光の減衰は考慮しない。

以上の条件を満足する水稻群落において、散乱光が入射した場合の群落光合成の日量を以下の順で求めた。

1) 群落の高さを水平面で97等分し、厚さの等しい97層を設定する。

2) 日の出から日の入りまでの入射光の各層の水平面強度の平均値を第5-1式により1時間刻みで求める。

3) 97層それぞれにおける穂および葉身の量を、葉身については葉位別にいずれもLAIで、穂の場合については第5-8式に示した仮想的LAIで求める。

4) 上記3)の結果と、設定した各葉傾角から、各層の平均的吸光係数(K値)を第5-3式を用いて求める。

5) 上記2)、3)、4)の結果より、最上層内を通過したときの光強度および層内における光合成量をそれぞれ第5-4、5式より求める。

6) 上記5)で求めた光強度の結果をもとに、最上層の直下の層を光が通過したとき



Table 5-1 List of input variables and parameters

Variable or Parameter	Unit	Initial value set up	
Parameter A in I-P <sub>i</sub> curve	m <sup>2</sup> /W/10 <sup>5</sup>		
Leaf-1		500	
Leaf-2		526	
Leaf-3		556	
Leaf-4		588	
Leaf-5		625	
Parameter B in I-P <sub>i</sub> curve	mgCO <sub>2</sub> /j/10 <sup>3</sup>	2	
Ear length	cm	20	
Light penetration rate of ear	%	80	
Light intensity at noon	W/m <sup>2</sup>	350	
Number of leaf strata		97	
Time of sunrise	o'clock	6	
Time of sunset	o'clock	18	
Height of base from ground	cm		
Ear		75	
Leaf-1		65	
Leaf-2		40	
Leaf-3		27	
Leaf-4		20	
Leaf-5		15	
Leaf length and LAI	cm    m <sup>2</sup> /m <sup>2</sup>		
Leaf-1		30	1.0
Leaf-2		40	1.3
Leaf-3		45	1.5
Leaf-5		30	1.0
Total LAI		6.0	

Note: Leaf-1 shows the flag leaf and leaf-2, leaf-3, leaf-4 and leaf-5 show the first, second, third and fourth leaf positioned lower than flag leaf, respectively.

Table 5-2 List of output variables

Variable	Unit
Value obtained at each stratum	
Height of upper surface of stratum	cm
Existence of ear	
Leaf area index (LAI)	
Ear	
Leaf-1, Leaf-2, Leaf-3, Leaf-4, Leaf-5	
Sum of leaf area	
Sum of area of ear and leaf	
Light intensity at upper surface of stratum	W/m <sup>2</sup>
K-value	
Leaves only	
Ear and leaves	
Leaf photosynthesis	
per land area	mgCO <sub>2</sub> /10 <sup>2</sup> cm <sup>2</sup> /day
per leaf area	mgCO <sub>2</sub> /10 <sup>2</sup> cm <sup>2</sup> /day
Leaf angle determined	degree
Leaf-1, Leaf-2, Leaf-3, Leaf-4, Leaf-5	
Photosynthesis rate of rice canopy	mgCO <sub>2</sub> /10 <sup>2</sup> cm <sup>2</sup> /day

Note: The variables are individually calculated for the ideal and the worst foliage types. Leaf-1 to Leaf-5 are the same as in Table 5-1.



の層底面上の光強度およびこの層内の全光合成量をそれぞれ第5-4, 5式より求める。  
以下、順次下層に向かってこれを最下位層に至るまで繰り返す。

7) 上記5), 6)により、各層別に求めた光合成量を合計し、面積および1時間当りの群落光合成量を決定する。

8) 1時間当り光合成量を日の出から日の入りまで1)~7)の計算より求め、これらを積算する。

9) 止葉から第5葉までの全ての葉について、水平面に対し3度から87度まで6度刻みの葉傾角全ての組み合わせについて1)~8)を実行し、得られた1日当り群落光合成量が最大及び最小のときの各葉の傾角を決定する。

10) 次に、9)で得た光合成量が最大及び最小となるそれぞれの場合について、その葉傾角を±3度の範囲で1度刻みで変化させて1)~8)の計算を繰り返し、それぞれの光合成量の大小を比較することにより、日光合成量が最大及び最小となるときの葉傾角を1度単位で決定する。

11) 上記10)で求めた葉傾角のときの層別光合成日量、層別LAI、各層の上面における絶対及び相対光強度、それに全光合成量などを、全光合成量が最大及び最小となるそれぞれの場合について、計算し求める。

主な計算式は、以下の通りである。

1) 時刻t時~(t+1)時における群落表面上の平均的日射量

$$MI = MXI \times \sin(\pi \times (t + 0.5 - SR) / (SS - SR)) \dots (5-1)$$

但し、 $SR < t < (SS - 1)$

MI: 時刻(t+0.5)時における群落表面上の水平面日射量(W/m<sup>2</sup>)

MXI: 南中時における水平面日射量(W/m<sup>2</sup>)

SR: 日の出時刻(時)

SS: 日の入り時刻(時)

2) 個葉の光-光合成曲線

$$P_i = B \times I / (1 + A \times I) \dots (5-2)$$

P<sub>i</sub>: 個葉の総光合成速度(mgCO<sub>2</sub>/100cm<sup>2</sup>/h)

I: 葉面の光強度(W/m<sup>2</sup>)

A: パラメータ(m<sup>2</sup>/W)

B: パラメータ(mgCO<sub>2</sub>/J)

3) 時刻t時から(t+1)時における群落光合成量の算出

$$TT(d) = T(d) / AD(d) \dots (5-3)$$

$$I(d) = I(d-1) \times \exp(-T(d)) \dots (5-4)$$

(但し、I(0) = MI)

$$K(n) = 0.3 + 0.7 / 90 \times \{90 - AN(n)\} \dots (5-5)$$

$$P(n, d) = [B \times \ln\{(1 + E(d)) / (1 + E(d) \times \exp(-T(d)))\} / \{TT(d) \times RA(n) \times A\}] \times \{LA(n, d) \div AD(d)\} \dots (5-6)$$

以上より、1日当り群落光合成量を求めると、

$$PP = \sum_{t=SR}^{SS} \sum_{d=1}^{97} \sum_{n=1}^5 P(n, d) \dots (5-7)$$

但し、

$$AD(d) = \sum_{n=0}^5 LA(n, d)$$

$$EAR(d) = (-\ln(Q) / 0.3) \times (SW / EL) \dots (5-8)$$

$$LAD(d) = AD(d) - EAR(d)$$

$$T(d) = \sum_{n=0}^5 \{K(n) \times LA(n, d)\}$$

$$E(d) = A \times TT(d) \times I(d)$$

d: 最上層から数えたときの各層の番号。但し最上層を1、最下層を97とする。

n: 止葉から数えた葉位。但し止葉を1、最下葉位を5とし、穂を0とする。

Q: 穂全体の光透過率

EL: 穂長(cm)

SW: 各層の深さ(cm)

TT(d): 第d層の平均的吸光係数K値(=T(d)/AD(d))

P(n, d): 時刻t時から(t+1)時までの1時間における第d層の第n葉位の葉身の光合成量

PP: 群落全体の光合成日量(mgCO<sub>2</sub>/100cm<sup>2</sup>/day)

LA(n, d): 第d層に存在する第n葉位の葉身のLAI(n=0のときは第d層に存在する穂の仮想的LAI)

K(n): 第n葉位の葉身の吸光係数K値(但し、K(0)=0.3とする)

I(d): 第d層の上面の光強度(W/m<sup>2</sup>)

RA(n): 第n葉位の葉身のパラメータAの相対値(但し、RA(1)=1)

AN(n): 第n葉位の葉身の葉傾角(度)

EAR(d): 第d層における穂の光透過率Qより求めた仮想的LAI

### 第3節 結果

1. 光-光合成曲線のパラメータAの違いが理想型草姿及び逆理想型草姿に与える影響  
第5-2式中のパラメータA値を0.0025, 0.005, 0.02 m<sup>2</sup>/Wの3段階に変化させ、他



の变量及びパラメータは第5-1表に示した標準値をとるときの、光-光合成曲線の変化を第5-1図に、理想型草姿及び逆理想型草姿の各葉位の葉傾角を第5-2図に、A値が0.0025及び0.02  $\text{m}^2/\text{W}$ のときの葉層構造及び群落内光環境を第5-3図に示した。光-光合成曲線はA値が小さくなるほど傾斜が大となり、光飽和状態となるときの光強度が大となった。理想型草姿の葉群は、A値が大きくなるほど中位葉が上位の方から直立化し、その葉層構造は上層のLAIの割合が大きく、逆に下層の割合が小さくなったのに対し、逆理想型草姿はAの値の増大に伴って上位葉から下位葉にかけて次第に水平化し、上層のLAIの割合が小さく、下層の割合が大きい葉層構造となった。真の光合成量は理想型、逆理想型両草姿ともにAの値が大きくなるにつれて小さくなり、逆理想型草姿の光合成量に対する理想型草姿のその百分率（以下、光合成比）は120~136%で、Aの値が大きいために大となった。

2. 光-光合成曲線のパラメータBの違いが理想型草姿及び逆理想型草姿に与える影響  
葉傾角及び葉層構造は理想型草姿、逆理想型草姿のいずれにおいても第5-2式中のパラメータBの値の変化に対して一定で、第5-7式の群落光合成日量PP値だけがB値に正比例した。これは、第5-2式のP、および第5-6式のP(n, d)がBの値に比例することから考えて当然の結果である。

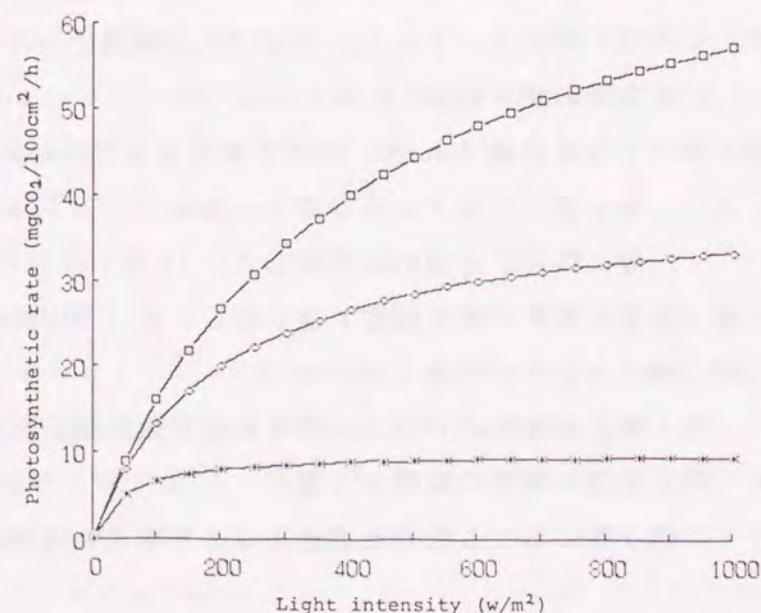


Fig. 5-1 Photosynthesis - light response curves of rice leaf with different values of the parameter A in equation 5-2.

The symbols \*, o and □ correspond to 0.02, 0.005 and 0.0025 in the A value, respectively.

3. 光-光合成曲線の立ち上がり角度および光飽和点がそれぞれ異なるときの理想型草姿および逆理想型草姿の変化

光-光合成曲線の立ち上がり角度および光飽和のときの光合成がともに大きい場合、片

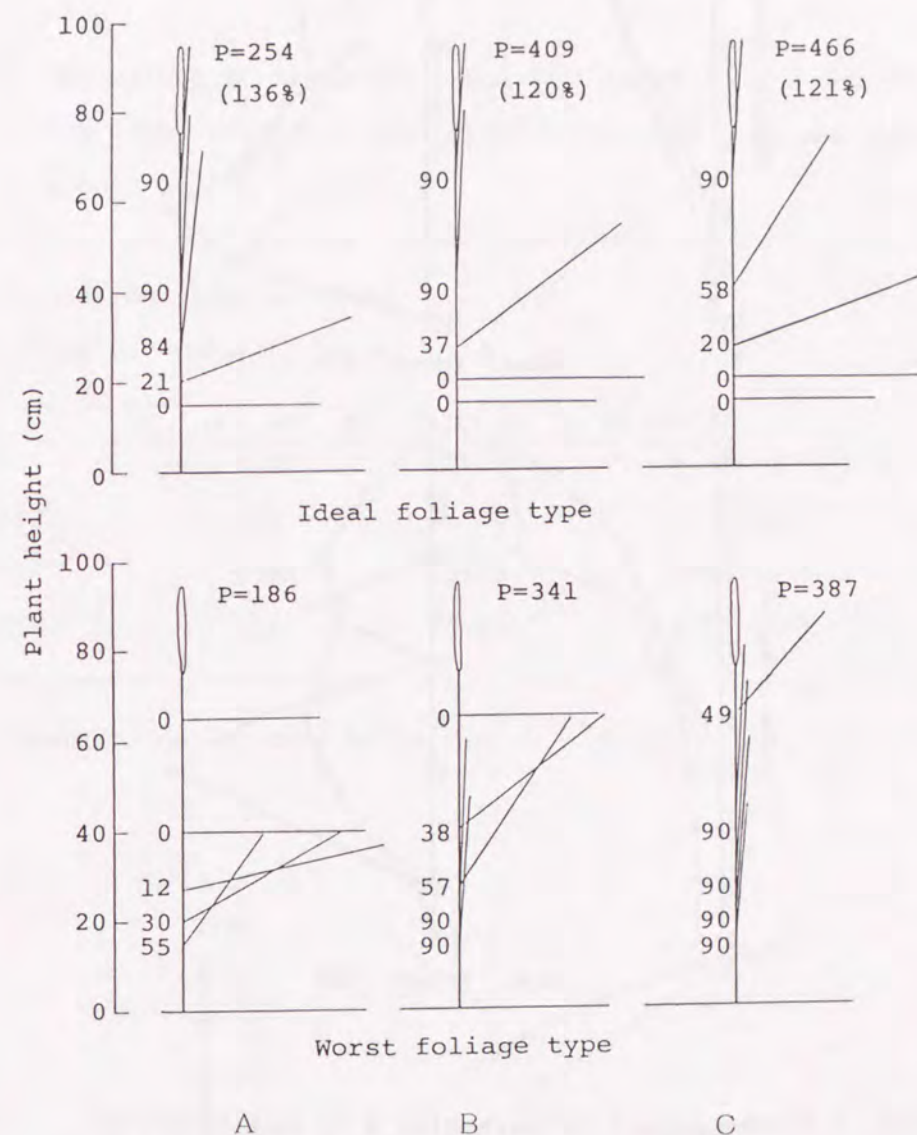


Fig. 5-2 The effect of parameter A in equation 5-2 on the inclination angle of leaf blade in the ideal and the worst foliage types.

The values for parameter A are 0.02, 0.005, 0.0025 in Figures A, B and C, respectively.



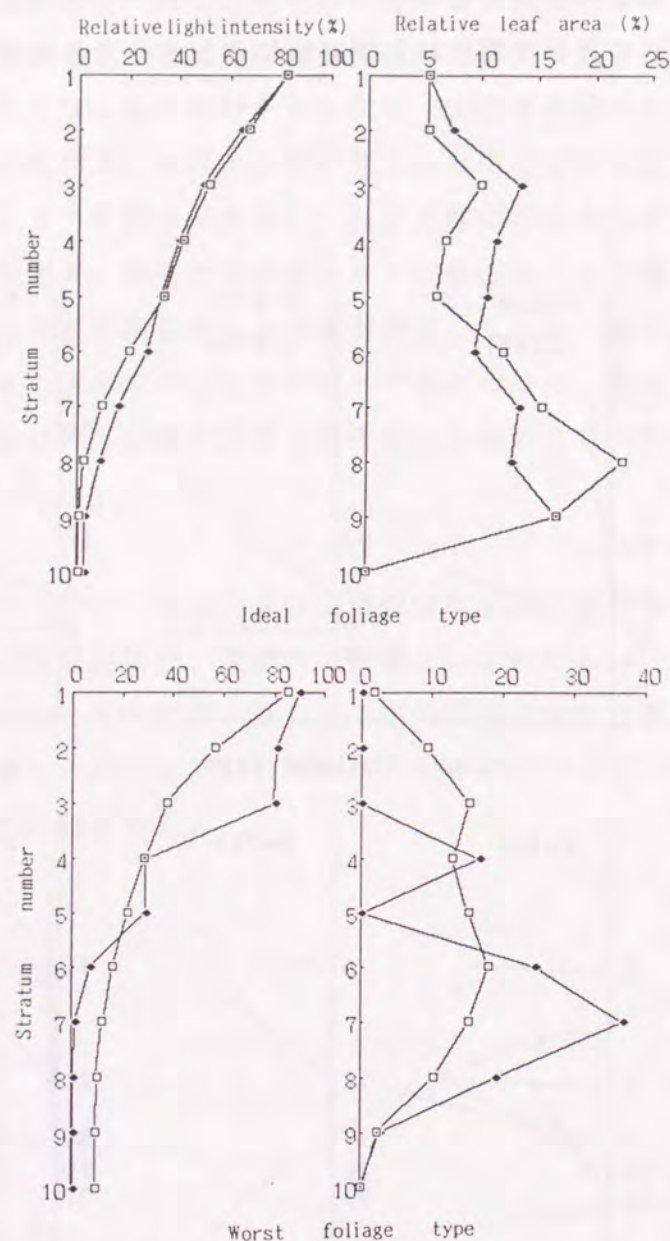


Fig. 5-3 The effect of parameter A in equation 5-2 on the vertical distribution of leaf area and relative light intensity in the ideal and the worst foliage types.

The profile of canopy structure is evenly divided into 10 strata from the top of plant to the soil surface. The symbols of closed circle and open square show the parameter A of 0.02 and 0.0025, respectively.

方が大きく他方が小さい場合、それに両方ともに小さい場合の4通りの光-光合成曲線をそれぞれ有する個葉で構成される群落の理想型草姿及び逆理想型草姿を求めた。光合成はいずれも光強度が  $1000 \text{ W/m}^2$  で光飽和に達するものとし、光-光合成曲線におけるパラメータ A, B を第5-3表に示すように設定した。このときの、それぞれの光-光合成曲線を第5-4図に、理想型草姿及び逆理想型草姿を第5-5図に、相対照度と相対葉面積の群落内鉛直分布を第5-6図に、それぞれ示した。その結果、光-光合成曲線の立

Table 5-3 The values of parameter A and B in equation 5-2 chosen to high or low light saturation photosyntheses and high and low initial slopes of I-P<sub>i</sub> curve.

Light saturation photosynthesis	Initial slope of I-P <sub>i</sub> curve	A		B	Symbol
		A			
high	high	25×10 <sup>-4</sup>	5.56×10 <sup>-3</sup>	□	
	low	75×10 <sup>-5</sup>	2.78×10 <sup>-3</sup>	■	
low	high	50×10 <sup>-4</sup>	5.56×10 <sup>-3</sup>	○	
	low	20×10 <sup>-4</sup>	2.78×10 <sup>-3</sup>	●	

Note: The symbols are the same as in Fig. 5-4, 5-5 and 5-6.

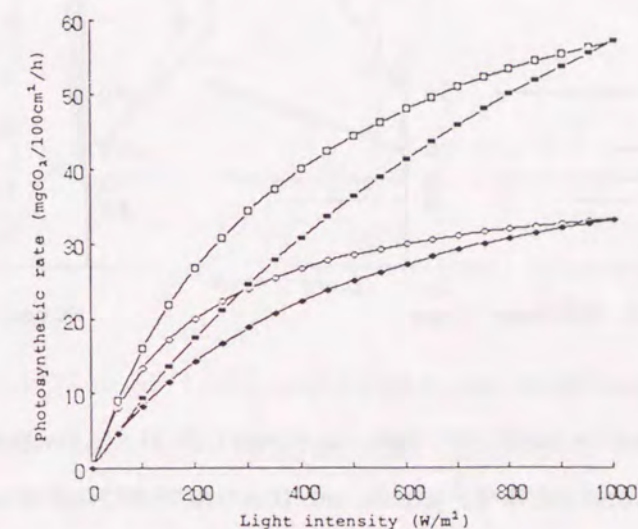


Fig. 5-4 I-P<sub>i</sub> curve of rice leaf with the various values for parameter A and B shown in Table 5-3.



ち上がり角度が大きいほうが理想型草姿の上位葉はより直立化し、逆理想型草姿のそれはより水平化した。また、光飽和のときの個葉の光合成量が大きいほど理想型草姿の葉身はより水平化し、逆理想型草姿の葉身はより直立化した。

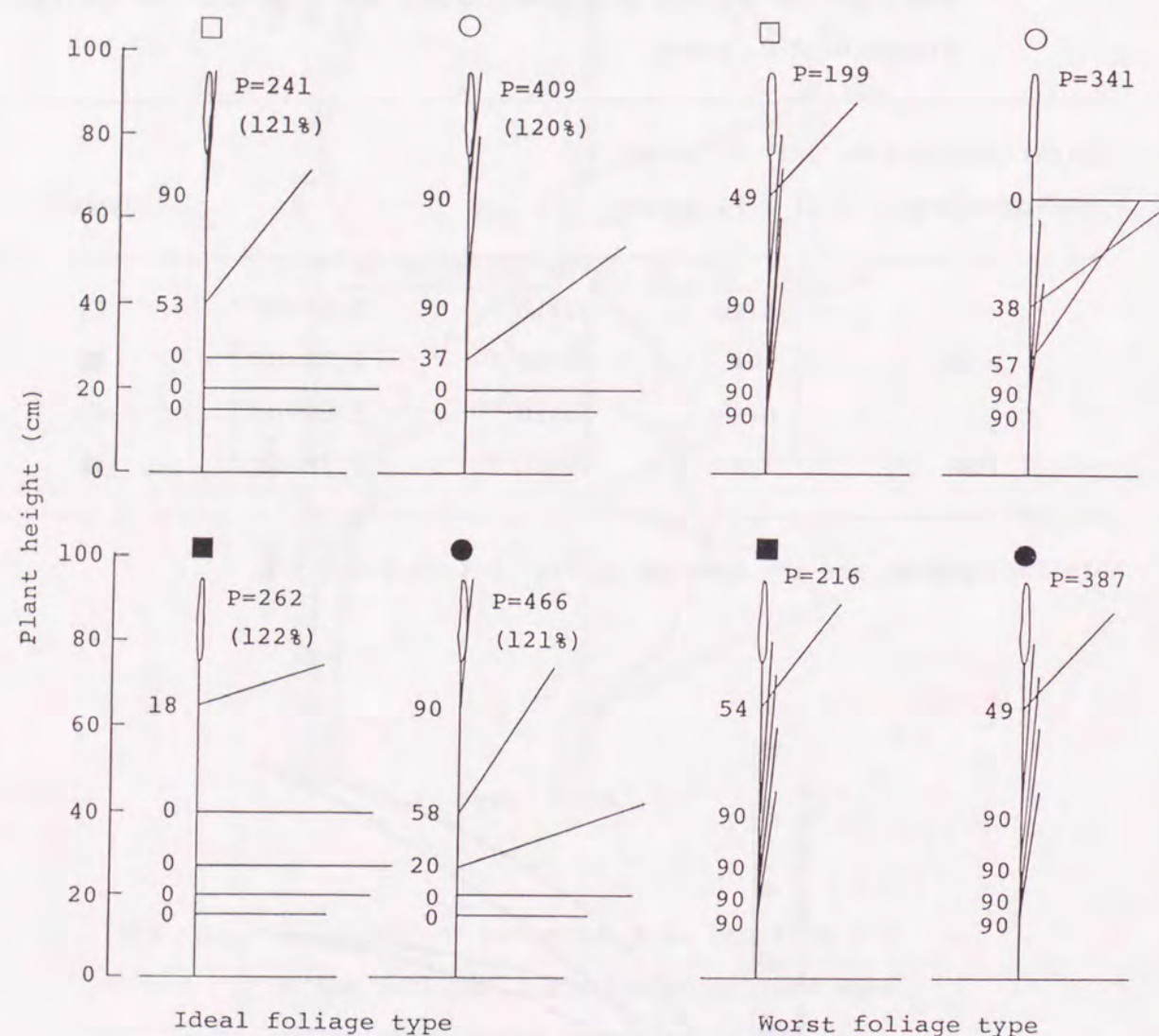


Fig. 5-5 The effect of light saturation photosynthesis and initial slope of I-P<sub>i</sub> curve on the inclination angles of leaf blade in the ideal and the worst foliage types.

The symbols are explained in Table 5-3.

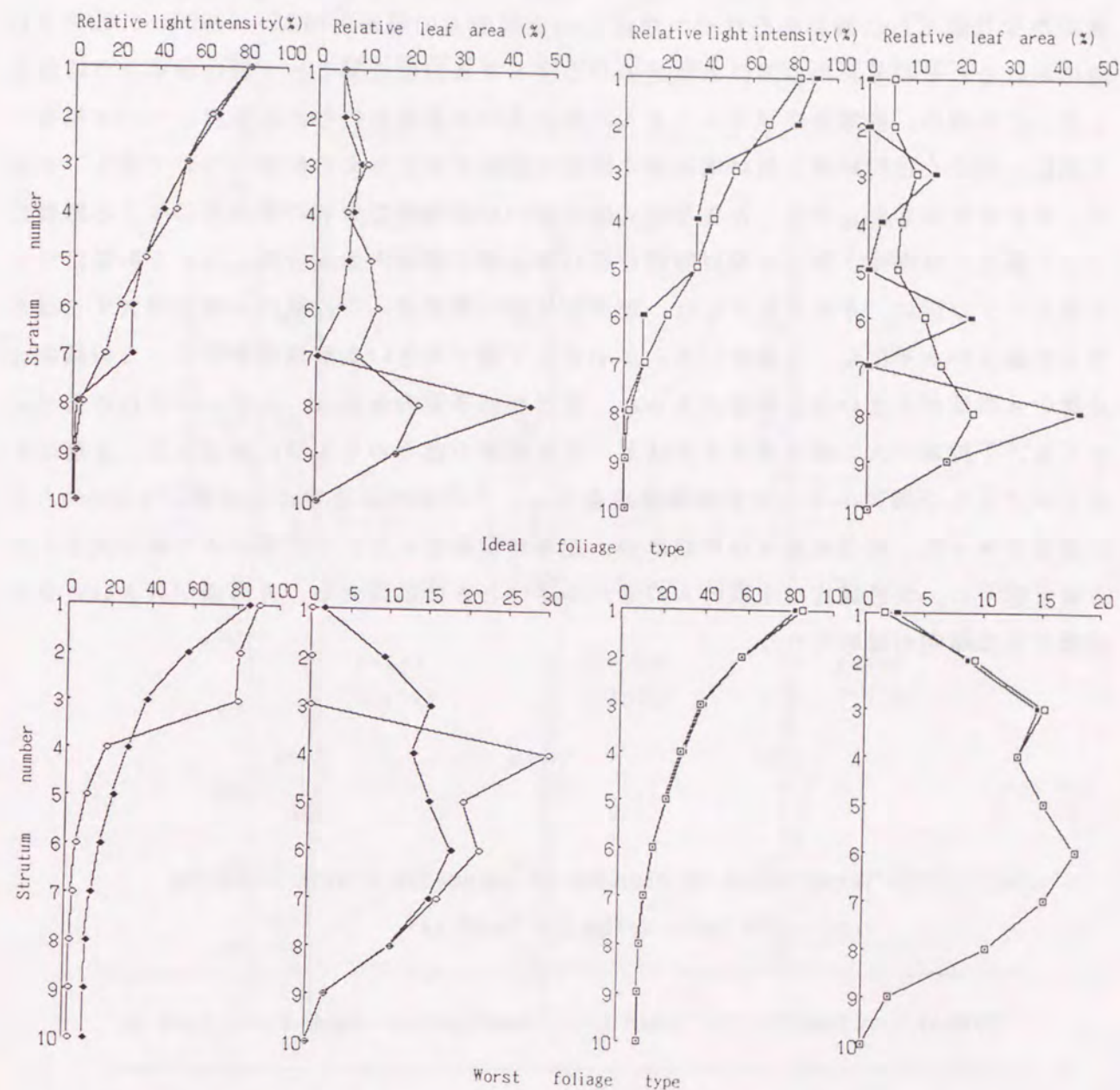


Fig. 5-6 The effect of light saturation photosynthesis and initial slope of of I-P<sub>i</sub> curve on the vertical distribution of leaf area and relative light intensity in the ideal and the worst foliage types.

The symbols are explained in Table 5-3.



#### 4. 下位葉身のAの値の増大が理想型草姿および逆理想型草姿に与える影響

水稻葉身の光合成活性は登熟が進むにつれて葉身の老化により下位の方から次第に低下する、すなわち第5-2式のパラメータAの値が増大することが知られている。そこで、登熟初期におけるように下位葉の光-光合成曲線が上位葉のそれと変わらない場合、登熟が進んで下位葉の曲線が上位葉に比べ若干低下した場合、及び登熟後期におけるように曲線がかなり低下した場合をそれぞれ想定し、止葉のAの値が0.0025, 0.005, 0.02の3段階における、それぞれの各葉位の葉身のパラメータAの値を第5-4表に示すように設定した。この時の、各葉身のパラメータAの値の違いが葉傾角に与える影響について第5-7図に、同じく相対照度と相対葉面積の群落内鉛直分布に与える影響について第5-8図に、それぞれ示した。また、各葉身のA値の違いが逆理想型草姿の葉傾角に与える影響について第5-9図に、同じく相対照度と相対葉面積の群落内鉛直分布に与える影響について第5-10図に、それぞれ示した。理想型草姿の葉群は、下位葉のA値が増大するほど中位の葉身が水平化し、上層のLAIが小さく下層で大きい葉層構造を示し、この傾向は止葉のAの値が小さいほど顕著であった。逆理想型草姿の葉群は、止葉がいずれの値であっても、下位葉のAの値が増大するほど、下位葉身のほうから次第に直立化し、上層のLAIが大きく下層で小さくなる葉層構造を示し、この傾向は止葉のAの値が0.005のときに顕著であった。光合成量は理想型草姿、逆理想型草姿ともに下位葉のAの値が大きくなるほど低下し、光合成比は止葉のAの値が小さいときには増大し、Aの値が大きいときには低下する傾向が認められた。

Table 5-4 Three cases of changes in parameter A with lowering leaf position (A=100 for Leaf-1)

Symbol	Leaf-1	Leaf-2	Leaf-3	Leaf-4	Leaf-5
A	100	100	100	100	100
B	100	105	111	118	125
C	100	111	133	182	333

Note: The B value of each leaf is the initially set up value of  $2 \text{ mgCO}_2/\text{j}/10^3$  shown in Table 5-1. Leaf-1 to Leaf-5 are the same as in Table 5-1.

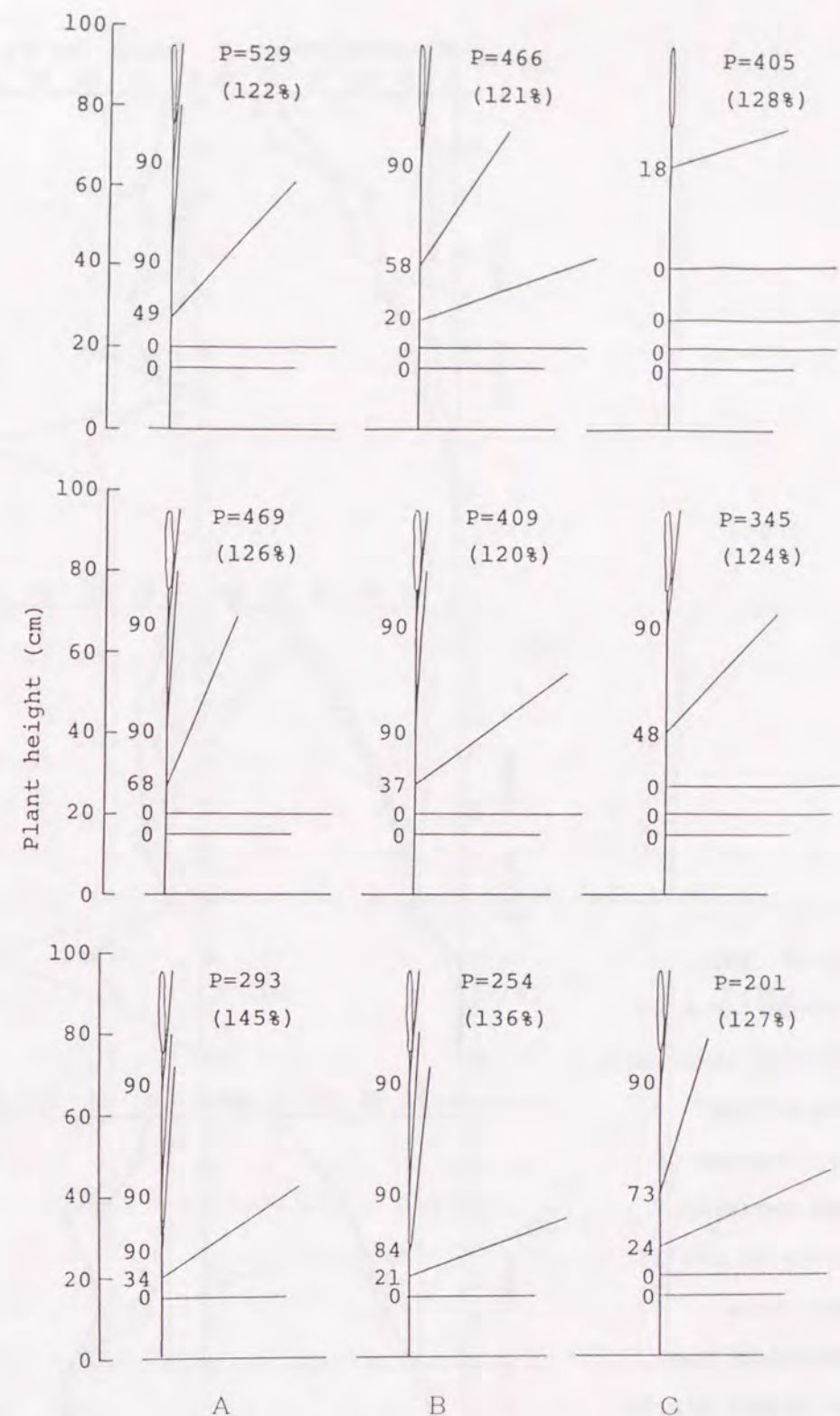


Fig. 5-7 The effect of the decline of parameter A in equation 5-2 with lowering leaf position on the inclination angle of the leaf blade in the ideal foliage types.

The symbols A, B and C are the same as in Table 5-4. The values for parameter A of the flag leaf are  $2.5 \times 10^{-3}$ ,  $5 \times 10^{-3}$  and  $2 \times 10^{-2}$  in upper, middle, and lower figures, respectively.



Fig. 5-8

The effect of the decline of parameter A in equation 5-2 with lowering leaf position on the vertical distribution of leaf area and relative light intensity in the ideal foliage types.

The symbols of open square and closed circle are the same as the symbols A and C in Table 5-4, respectively. The values for parameter A of the flag leaf in upper, middle and lower figures are the same as in Fig. 5-7.

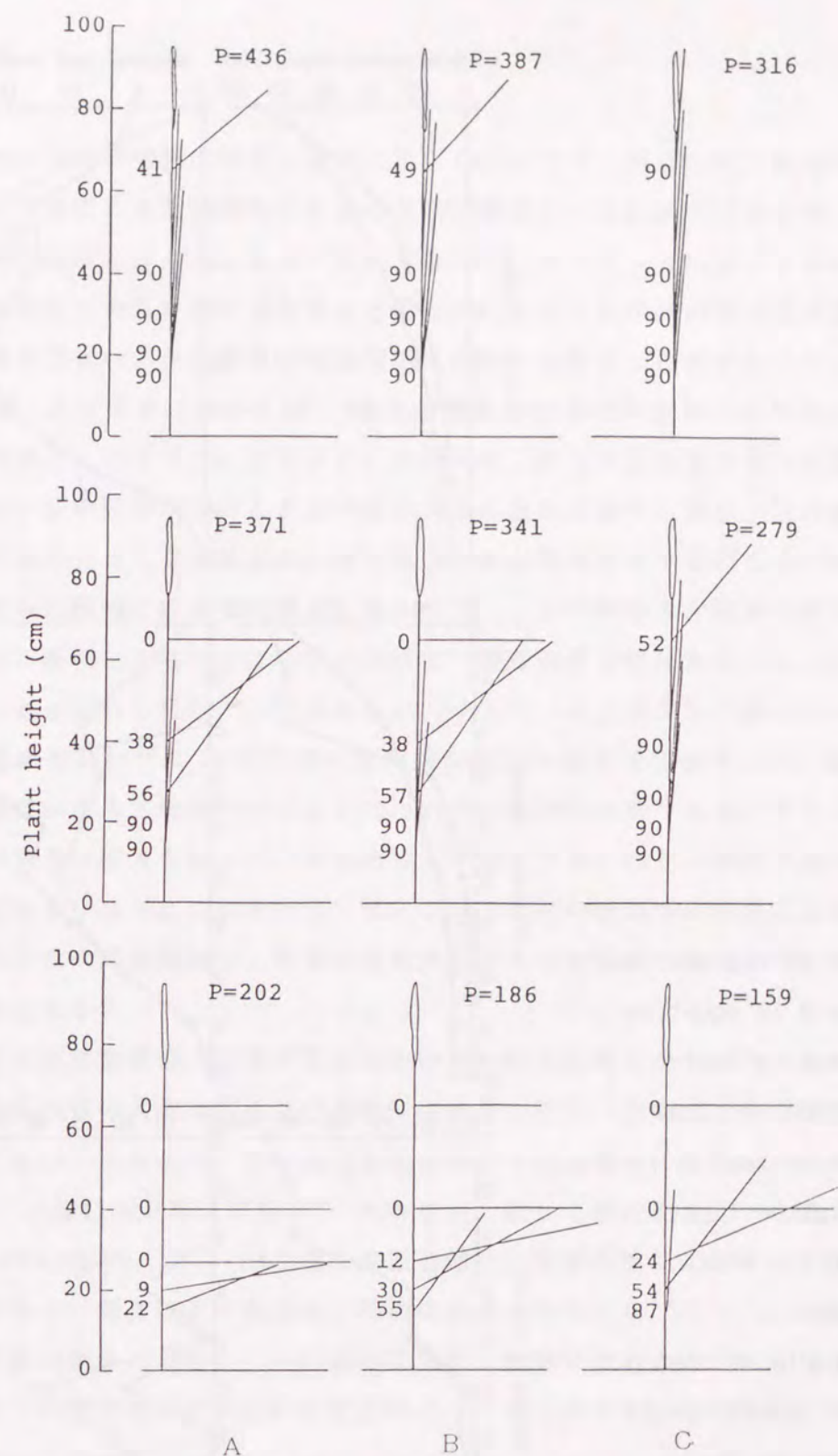
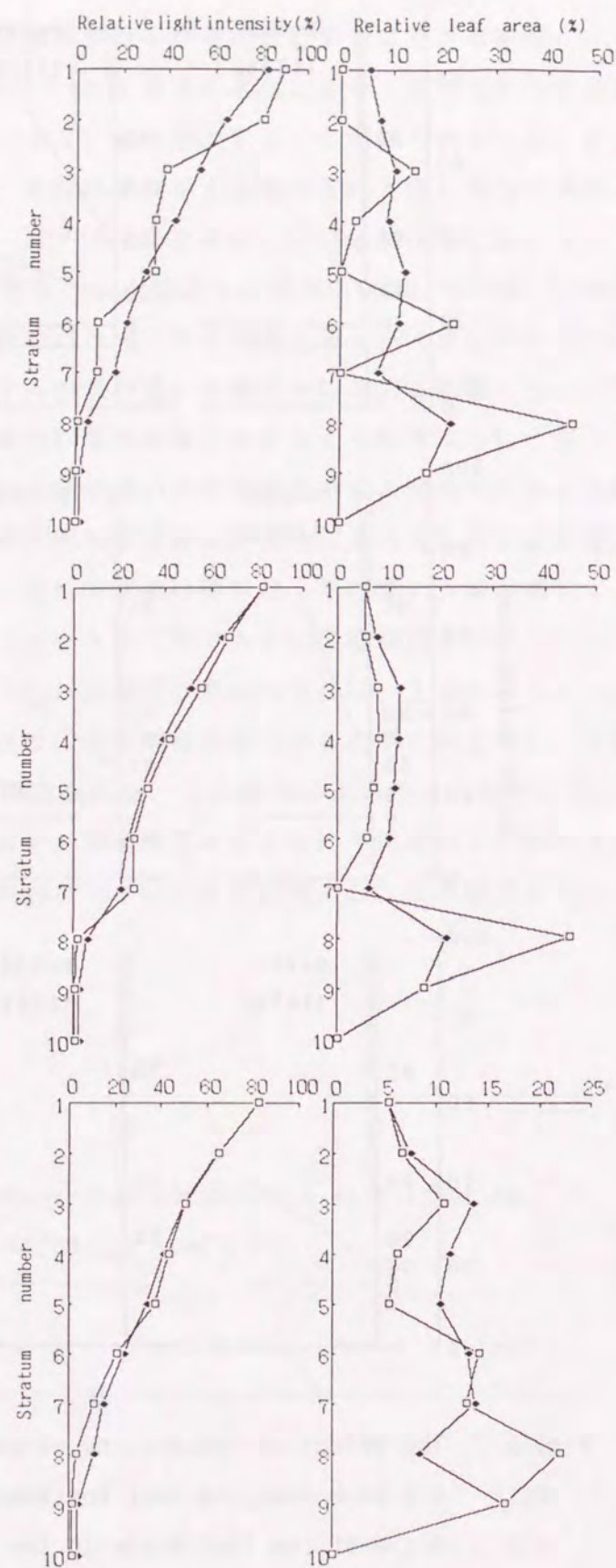


Fig. 5-9 The effect of the decline of parameter A in equation 5-2 with lowering leaf position on the inclination angle of leaf blade in the worst foliage types.

The symbols A, B and C and the values for parameter A of the flag leaf in upper, middle and lower figures are the same as in Fig. 5-7.



水稻葉身の光-光合成曲線は第5-2式に示したとおりで、原点付近の曲線の傾きは同式中のパラメータBに、また光飽和のときの光合成量は $B/A$ によって決まり、これらは品種、生育時期、栽培条件などによって変化する<sup>90)</sup>。従って、Aの値が大きいときは、弱光時の傾きは同じであるが強光になるほど傾きが小さく光飽和時の光合成速度も小さい状態を、Bの値が大きいときは葉身の光合成活性が高い状態を、それぞれ示す。前者については老化葉が、また後者についてはC<sub>4</sub>植物の葉身や窒素肥料施用後の葉身の状態が、それぞれ一つの例として示すことができる。本研究で、群落光合成量が最大となる理想型草姿の葉傾角は、Bの値が一定のときAの値が大きくなるほど中位葉が上位のほうから直立化した。Aの値が大きくなる状態は、老化葉以外では晴天時の午後の大気中の飽差が大きい状態などでも近似的に認められるときがあり<sup>91)</sup>。このような場合葉身は直立化したほうが光合成の上で有利となることになる。同様に、葉身の直立性は水ストレスに対し有利な性質であることを認めた報告<sup>38, 70)</sup>もあるが、一方で、直立葉が水平葉に比べて水効率が悪いとする報告もあり<sup>53)</sup>。本研究での光利用の面から見た理想型草姿が、他の要因を含めた総合的見地からみて理想的であるかについては検討の余地がある。また、光合成比の値はAの値が大きい程大となった。すなわちAの値が大きいほど、草姿の違いが光合成に与える影響が大きくなったことを示し、水ストレスなどの光以外の要因による、強光条件下における光合成の抑制効果は、草姿の光合成に対する影響度を増大させる可能性が高いことを示すと言える。

パラメータBは理想型草姿、逆理想型草姿のいずれにも影響しなかった。これは、単位葉面積当り光合成活性の大小は群落光合成量には影響しても、理想型、逆理想型両草姿を変えるものではないことを示す。Bの値は水稻においては品種間に変異のあることが認められており<sup>43)</sup>、一般に旧品種は例外<sup>130)</sup>もあるが、概して新品種に比べB値が大きい傾向にあるとされている<sup>44, 116)</sup>。旧品種から新品種への育種的改良により、草型は大きく変化し、草丈は低く、葉身はより直立化し同時に収量も増大した<sup>136)</sup>。この新品種の草姿の変化は、本実験の結果によると、Bの値の変化とは無関係であることになり、後述するような、全LAIの増大などのB以外の要因によってもたらされたものであることが示唆される。

武田<sup>125)</sup>は群落内の弱光域、強光域ともに光利用効率が高い光-光合成曲線の型、すなわち第5-4図の□印の曲線が、作物にとって最も望ましい型であるとし、○印の曲線の型である水稻の個葉の光-光合成曲線を、この望ましい型に近づけることの有利性を論じている。本実験では理想型草姿において、武田の最も望ましい型の光合成が $P = 466$ で最大となったが、イネ型の群落光合成 $P = 409$ に比べて約14%、光合成が増大したにとどまった。一方、トウモロコシ型と武田が指摘した同図の■印の光-光合成曲線の型は、

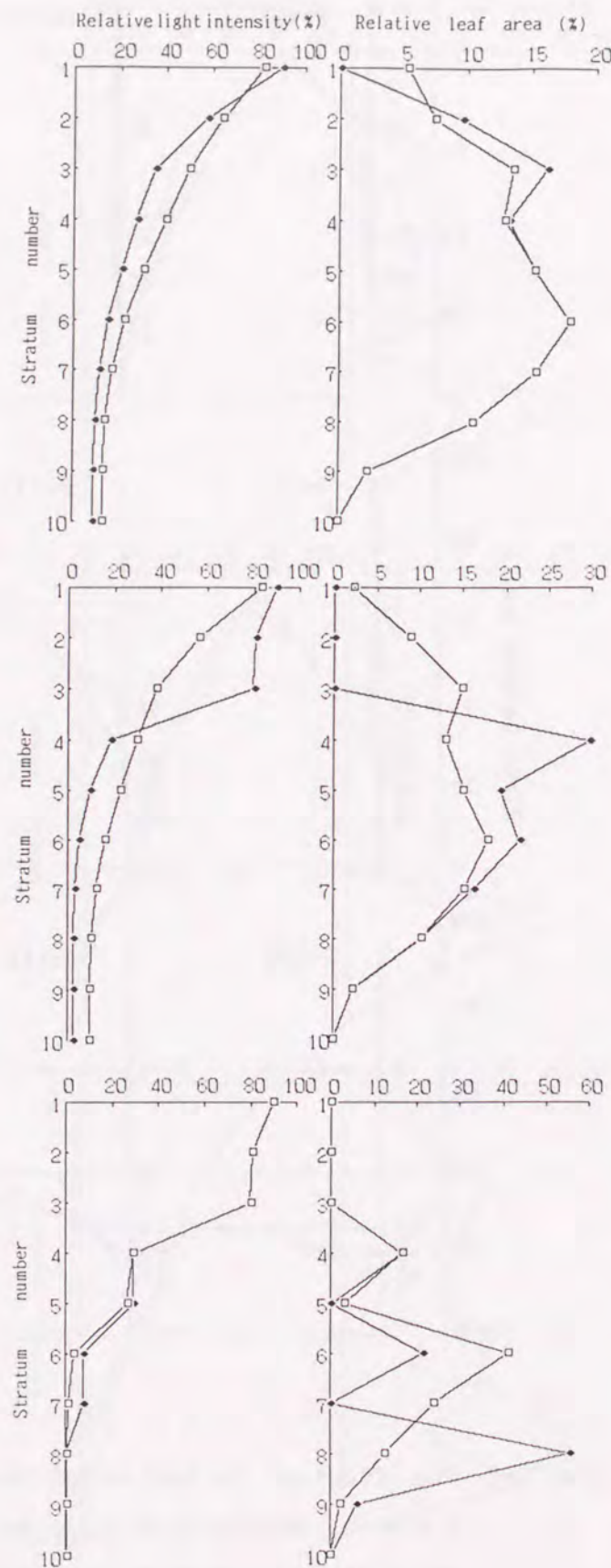


Fig. 5-10

The effect of the decline of parameter A in equation 5-2 with lowering leaf position on the vertical distribution of leaf area and relative light intensity in the worst foliage types.

The symbols of open square and closed circle are the same as the symbols A and C in Table 5-4, respectively. The values for parameter A of the flag leaf in upper, middle and lower figures are the same as in Fig. 5-7.



P = 262 でイネ型に比べて群落光合成がかなり劣った。これは、第5 - 6 図に示すように、群落内では葉身の大部分が弱光下にあることに関連するものと推測される。また、このトウモロコシ型の葉身は水稻の葉身に比べてより湾曲しており、平均的葉傾角が大きいことは、両者がそれぞれの異なる理想型草姿に近似することを示している。

水稻は登熟の進行に伴って葉身の光合成速度が次第に低下し、その程度は品種や栽培法により異なり、また同一株内でも分げつ次位により異なることが知られている<sup>88, 112)</sup>。多収の品種には、この低下程度が小さいことが認められた例がある<sup>89, 122)</sup>。従って、第5 - 3 表において、A の値が下位葉ほど増大した場合が少収稲の、また下位葉でこの増大の認められない場合が多収稲の、それぞれ登熟期中、後期におけるパラメータ A の値を示す一例と考えられる。第5 - 6, 7 図の結果から、パラメータ A の値が大きい場合が小さい場合に比べ、すなわち多収タイプの稲が少収タイプの稲に比べ、理想型草姿は中位以上の葉身がより直立したものとなった。一般に、我国で栽培されている水稻には、葉身が登熟期に下位葉から次第に黄化し、A の値が増大したと考えられる品種が多い。本実験の結果からは、このような品種においては、中位葉は登熟が進むにつれて葉傾角が小さく水平化するほうが望ましいものと推定される。傾穂期に、穂先がある程度傾いた水稻群落で多収が得られることが多いが、これは理想型草姿により近づいた状態であるかもしれない。また、秋落ち田のように、登熟初中期から下位葉の A の値が極度に増大する（光合成能力が急激に低下する）可能性が高い場合には、中位葉が開張型の品種を栽培するほうが収量的に有利となる可能性がある。また、光合成比は上位葉の A の値が小さいとき、下位葉の A の値の増大に伴って大きくなり、同時にその逆の傾向も認められた。すなわち、葉身が、上位から下位まで全体として若く活性の高いときには、少収のいわゆる秋落ち水稻のほうが草姿の違いによる群落光合成の変化は大きく、逆に葉身が群落全体で老化し、活性の低下した場合には多収のいわゆる秋まき水稻で草姿の違いが重要となることを示唆するものである。

以上に述べたように、個葉の光 - 光合成特性は理想型草姿、逆理想型草姿及び群落光合成日量に大きな影響を与えることが明らかとなった。水稻個葉の光 - 光合成特性は栽培的に変えることももちろん可能であるが、今後は主として生物工学的手法を用いた改良が行われ、従来存在しなかった特性を有する品種が作出されることであろう。その場合、草姿の改良が伴わなければ、群落光合成を効果的に増大させることができないことが本研究で明らかとなった。これまで、水稻個葉の光合成能力と群落光合成能力とに必ずしも関連性が認められなかったことの原因の一つに、個葉の光合成特性と草姿との不調和が存在していたかもしれない。水稻の収量性を飛躍的に増大させるには、個葉の光合成特性と草姿の両者を同時に並行して改良することが必要であるといえよう。

## 第5節 摘要

登熟期的水稻葉群の角度分布が光合成に与える影響程度を知る目的で、群落光合成量が最大及び最小となるときの葉傾角（それぞれ理想型草姿、逆理想型草姿）を求めるモデルを開発した。モデルは止葉を含む上位5葉および穂からなる水平方向に均一な群落を対象とし、その5葉の葉傾角をそれぞれ独立して任意に可変できるようになっている。この群落を水平面で97層に分割し、各層の光合成を門司・佐伯<sup>5-10)</sup>の式によって求め、それを積算して群落光合成とその日量が評価できる。モデルは本文中の第5 - 1 式～第5 - 8 式によって表され、計算には第5 - 1 表に示すパラメータについてのデータ入力が必要としている。このモデルによって、止葉から第5葉の葉傾角を0度（水平）から90度（鉛直）まで、6度刻みで全ての組み合わせについて行い、理想草姿及び逆理想草姿を大まかに求めた。次いで両草姿について、各葉位の葉傾角が±3度の範囲について1度刻みで同様の計算を繰り返し、理想草姿、逆理想草姿をより細かく決定した。

結果、以下のことが明らかとなった。

1. 個葉の光 - 光合成曲線式（第5 - 2 式）中のパラメータ A 値が大きくなると、理想型草姿は中位葉が上位のほうから次第に直立化し、その葉層構造は上層の LAI の割合が大きく下層の割合が小さくなったのに対し、逆理想型草姿は上位葉から次第に水平化し、上層の LAI の割合が小さく、下層の割合が大きい葉層構造をとった（第5 - 2, 3 図）。

2. 光 - 光合成曲線式のパラメータ B 値は理想型草姿、逆理想型草姿のいずれにも影響を与えず、群落光合成量が B 値に比例して変化した。

3. 光 - 光合成曲線式のパラメータ A, B 値ともに変化させると、この曲線の立ち上がり角度の大きい場合に理想型草姿の上位葉がより直立化し、逆理想型草姿のそれはより水平化した。また光飽和のときの個葉の光合成量が大きいほど理想型草姿の葉身はより水平化し、逆理想型草姿の葉身はより直立化した（第5 - 5, 6 図）。

4. 止葉のパラメータ A 値を3段階に変化させ、そのそれぞれにおいて、止葉に対する下位葉の A 値の増大程度を3段階変化させたとき、理想型草姿の葉群は下位葉の A 値が増大するほど中位の葉身が水平化し、上層の LAI が小さく下層で大きい葉層構造を示し、この傾向は止葉の A 値が小さいほど顕著であった。逆理想型草姿の葉群は、止葉がいずれの値であっても下位葉の A 値が増大するほど、下位葉のほうから次第に直立化し、上層の LAI が大きく下層で小さくなる葉層構造を示し、この傾向は止葉の A 値が 0.005 のときに顕著であった（第5 - 7, 8, 9, 10 図）。

以上の結果より、水稻の群落光合成が最大、または最小となるときの草姿は、各葉位の個葉の光 - 光合成曲線が異なることで様々な葉傾角分布をとることが明らかとなった。個葉の光合成特性が異なる水稻は、それぞれ最適な草姿をとるような育種の改良や栽培上の工夫を通じて、その水稻の有する収量性を最大限発揮できることが認められた。



## 第1節 緒言

水稻には数多くの種類があり、我国だけでも現在の奨励品種で約400種、明治以降に栽培された品種は数千品種あるといわれている<sup>29)</sup>。これらは草丈、葉長などの形態が様々に異なっている。これまで、我国では多収性や栽培の容易さなどを付与するために、数多くの育種的改良や栽培上の工夫が行われてきた。これにより水稻の形態も年代とともに変化し、一般的に草高はより低く、葉身は上位葉がより直立する方向に進行してきた。今後、さらに多収を目指すためにはさらに形態の改善が要求されることであろう。これに役立つ素材として、様々な種類的水稻が我国においても世界各地から収集されている。今後これらの遺伝形質を組み合わせることにより従来見られなかった稈長、穂長、葉長などを有する改良型品種が作出されるであろう。これら新品種の草姿がどのような葉身傾斜角を有するときに群落光合成が最も大きくなるのかについては現在、ほとんど解明されていない。本研究は前章のモデルを用いて水稻群落の光合成に影響を与えるであろう葉面積指数(LAI)、穂長、稈長および環境要因のうち光強度および昼間の長さを、それぞれ変化させたときの理想型、逆理想型両草姿を決定した。これらの結果から、異なる光条件下で様々な形態を有する水稻において、どのような各葉位の葉身傾斜角の配置が群落光合成にとってもっとも有利となるのかを検討し、さらに未来において作出されるであろう、多収の形態を有する水稻についてもモデルを適用し、その理想型草姿の予測を試みるものである。

## 第2節 材料と方法

理想型、逆理想型両草姿およびそれぞれの葉層構造と群落光合成日量を求めるために用いたモデルは前章と同じである。すなわち前章の第5-1式～第5-8式により、光合成日量を計算し、それが最大及び最小となる時それぞれの、止葉を含む上位5葉の水稻の葉身傾斜角(葉傾角)を決定した。その際、前章の第5-1表に示した入力変量のうちLAIと自然光強度をそれぞれ同時に3段階変えた場合、穂長を3段階変えた場合、止葉長およびLAIを同時に3段階ずつ変えた場合、止葉長だけを、穂がほとんど存在しない条件下で3段階変えた場合、穂が通常の状態が存在する条件下および穂がほとんど存在しない条件下それぞれにおいて、稈長だけを3段階変えた場合、をそれぞれ設定し、モデルの計算を行った。

## 第3節 結果

## 1. 水稻群落のLAIおよび入射光強度の違いが理想型草姿及び逆理想型草姿に与える影響

水稻群落のLAIが3, 6, 9の3水準それぞれにおいて、群落に入射する南中時の自然光強度(但し散乱光)を $200\text{ W/m}^2$ ,  $500\text{ W/m}^2$ ,  $800\text{ W/m}^2$ の3水準ずつ設け、他の要因は標準値としたときの理想型草姿の葉傾角を第6-1図に、自然光強度が $200$ 及び $800\text{ W/m}^2$ のときの葉層構造及び群落内相対照度を第6-2図に、また同じく逆理想型草姿の葉傾角を第6-3図に、葉層構造及び群落内相対照度の変化を第6-4図に、それぞれ示した。

## 1) LAIの違いが理想型草姿及び逆理想型草姿に与える影響

理想型草姿の葉群は、LAIが大きくなるほど上位のほうから葉身が次第に直立化しその程度は光強度が大きい場合に顕著となった。葉層構造は、LAIが大きくなるほど上、中層が大きく、下層の割合が小さくなる傾向を示した。逆理想型草姿の場合、葉群はLAIが大きくなるほど上、中位の葉身が上位のほうから水平化し、その程度は光強度が大きい場合に顕著となった。葉層構造は、LAIが大きい程上層のLAIの割合が小さく、下層の割合が大となる傾向にあった。光合成量はLAIが大きい程大となり、光合成比はLAIが3の小さい値のとき $130\sim140$ の大きな値をとり、LAIの値が6, 9のときには $120$ 前後の小さい値となった。

## 2) 光強度の違いが理想型草姿及び逆理想型草姿に与える影響

理想型草姿の葉群は、光強度が強くなるほど上位の葉身のほうから次第に直立化し、その直立化はLAIが大きいほど、より下位の葉身に及んだ。葉層構造は、光強度が強いほど上層のLAIの割合が小さくなる傾向が認められた。逆理想型草姿の場合、葉群は光強度が強くなるほど上位の葉身から次第に水平化し、その水平化はLAIが大きい程下位の葉身に及んだ。葉層構造については光強度が強くなるほど上層のLAIの割合が小さく、中、下層の割合が大となる傾向にあった。光合成量は光強度が強くなる程大きくなり、光合成比は光強度の増大に伴って、LAIが小さいときには次第に小さくなり、逆にLAIが大きいときには次第に大きくなった。

以上のように、理想型草姿、逆理想型草姿に及ぼすLAI及び光強度の影響は、光合成比を除いてともに同様の傾向であり、両傾向は相加的であった。

## 2. 穂長の違いが理想型草姿及び逆理想型草姿に与える影響

穂長が $0.1\text{ cm}$ ,  $10\text{ cm}$ および $30\text{ cm}$ で、それぞれの穂を上端から下端まで通過する光の透過率が $0.99$ ,  $0.9$ ,  $0.6$ と異なり、他の要因は標準値をとる3条件における理想型草姿及び逆理想型草姿の葉傾角について第6-5図に、葉層構造及び群落内相



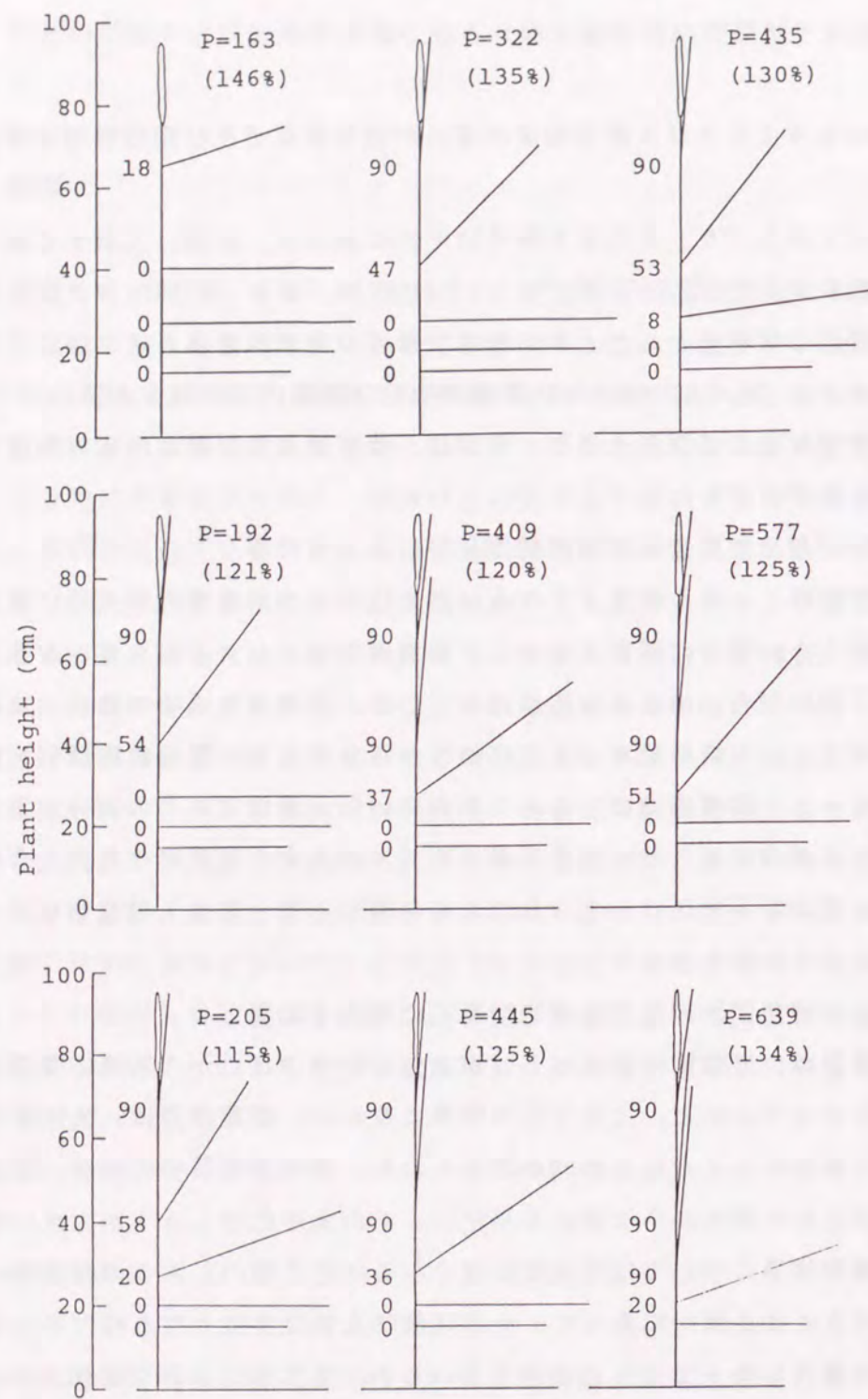


Fig. 6-1 The effect of LAI and incident light intensity on the inclination angle of leaf blade in the ideal foliage types.

The LAI of upper, middle and lower figures are 3, 6 and 9 and the light intensity of left, middle and right figures are 200, 500 and 800 W/m<sup>2</sup>, respectively.

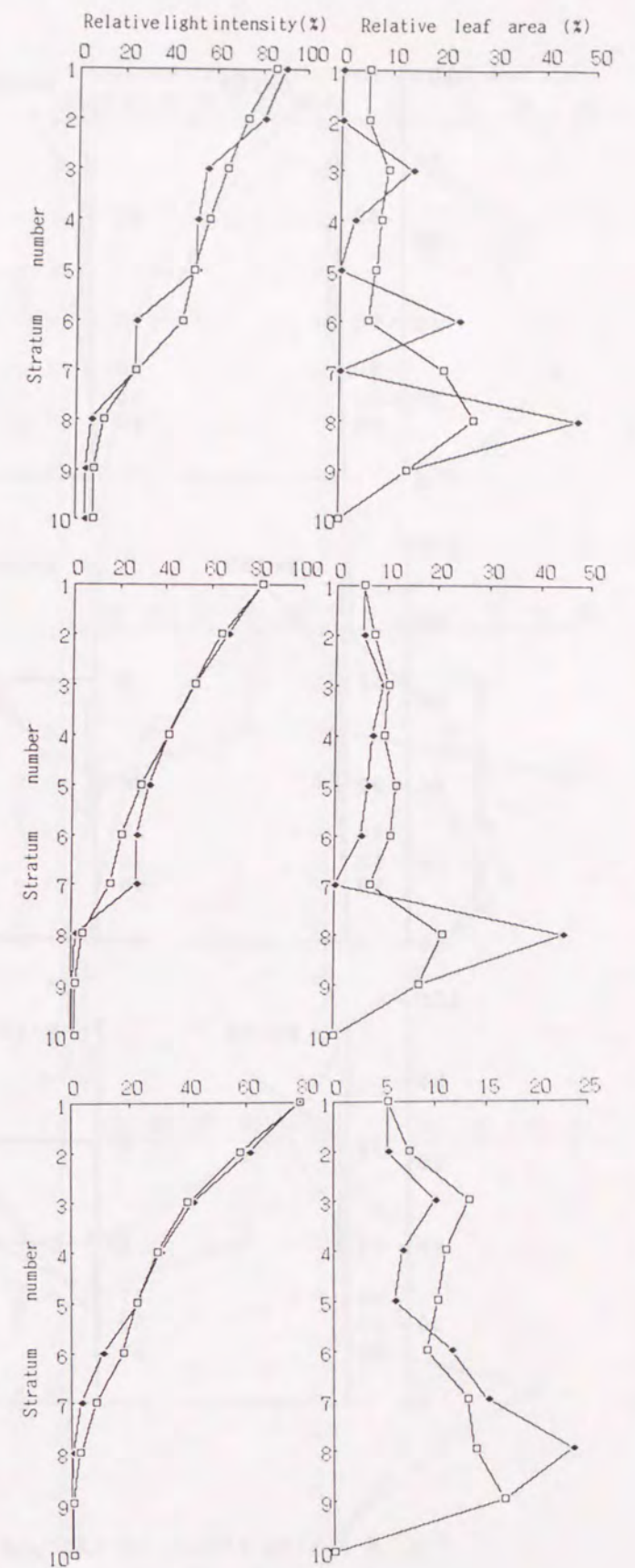


Fig. 6-2

The effect of LAI and incident light intensity on the vertical distribution of leaf area and relative light intensity in the ideal foliage types.

The LAI of upper, middle and lower figures are 3, 6 and 9, respectively. The light intensity is 200 W/m<sup>2</sup> (open square) and 800 W/m<sup>2</sup> (closed circle).



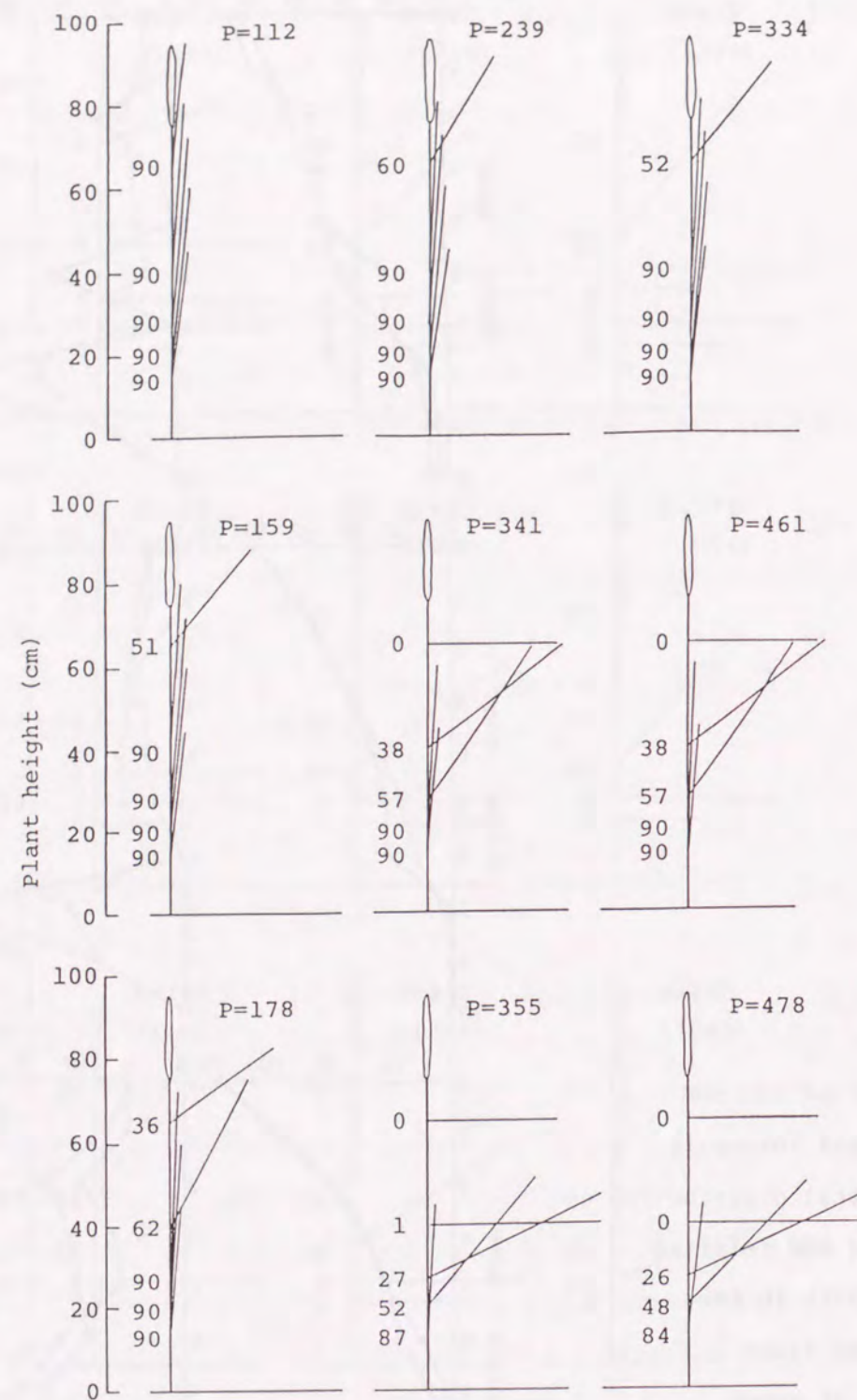


Fig. 6-3 The effect of LAI and incident light intensity on the inclination angle of leaf blade in the worst foliage types.

The LAI and light intensity of each figures are the same as in Fig. 6-1.

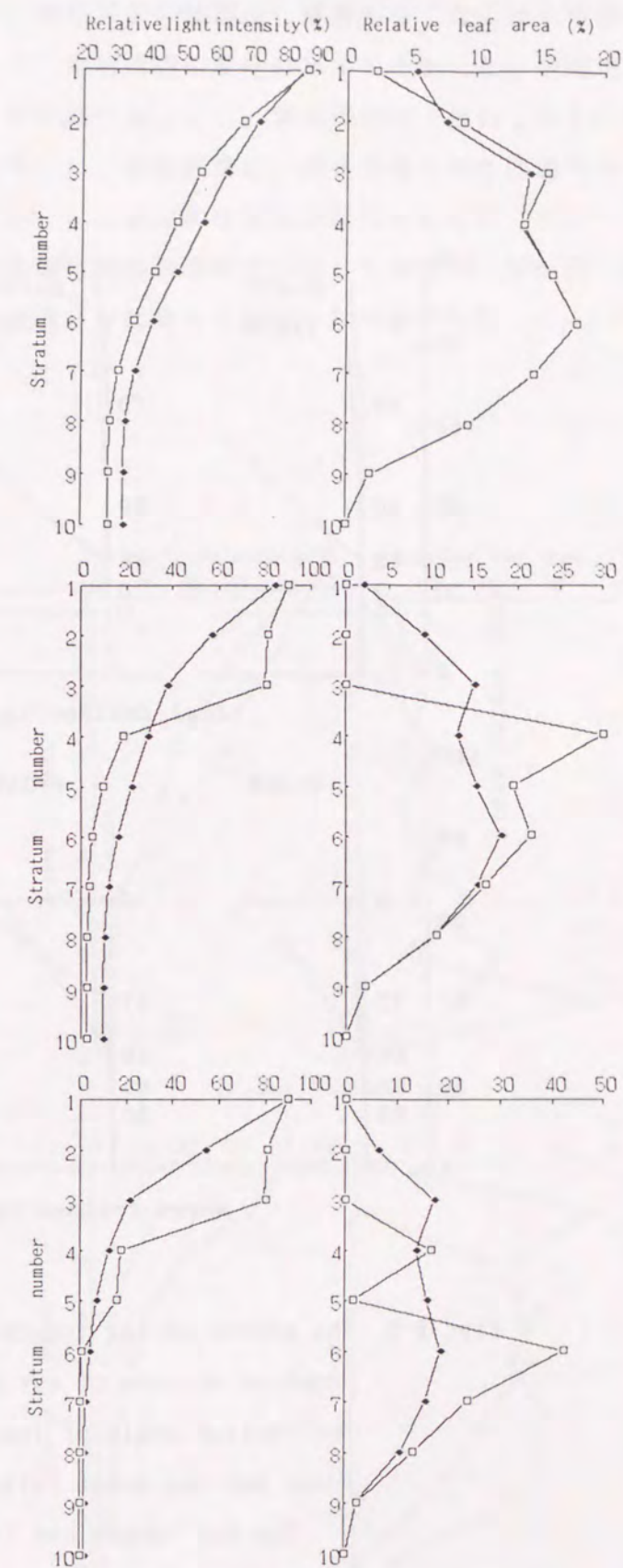


Fig. 6-4

The effect of LAI and incident light intensity on the vertical distribution of leaf area and relative light intensity in the worst foliage types.

The LAI and symbols of figures are the same as in Fig. 6-2.



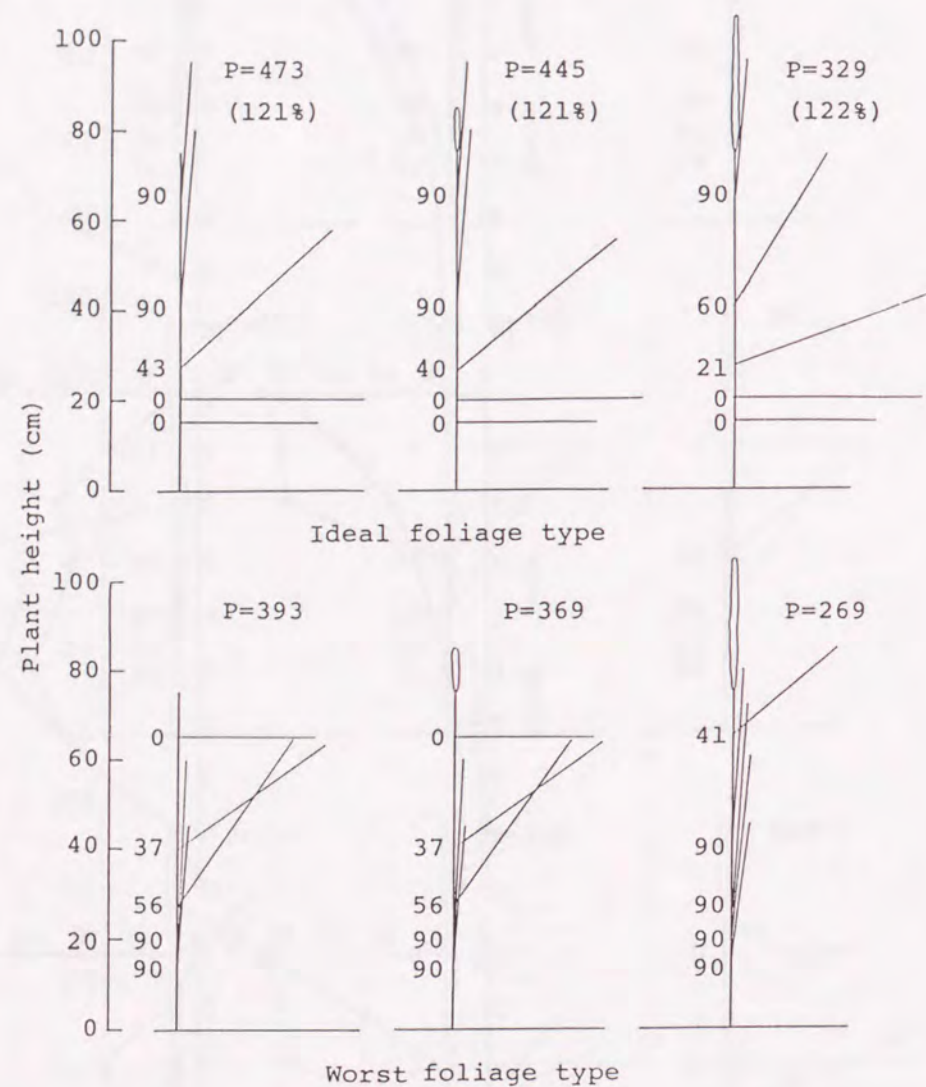


Fig. 6-5 The effect of ear length and light penetration rate of ear on the inclination angle of leaf blade in the ideal and the worst foliage types.

The ear length and light penetration rate of left figures are 0.1cm and 0.99, those of middle figures are 10cm and 0.9 and those of right figures are 30cm and 0.6, respectively.

対照度について第6-6図に示した。理想草姿の葉群は、穂長が長くなるほど中位の葉身が20~30度水平化するだけであり、葉層構造の変化はわずかであった。逆理想型草姿の葉群は、穂長が長くなるほど上、中位葉が直立化し、葉層構造は上層のLAIの割合が小さく下層の割合が大となる傾向にあった。光合成量は、穂長が長く穂を通過する光透過率が低下するにつれて小さくなったが、光合成比には変化が認められなかった。

このように、草姿に与える穂長の影響は逆理想型草姿に対して顕著で、穂が長くなることに伴う光透過量の低下は光強度を減少させた場合と類似の傾向を示した。

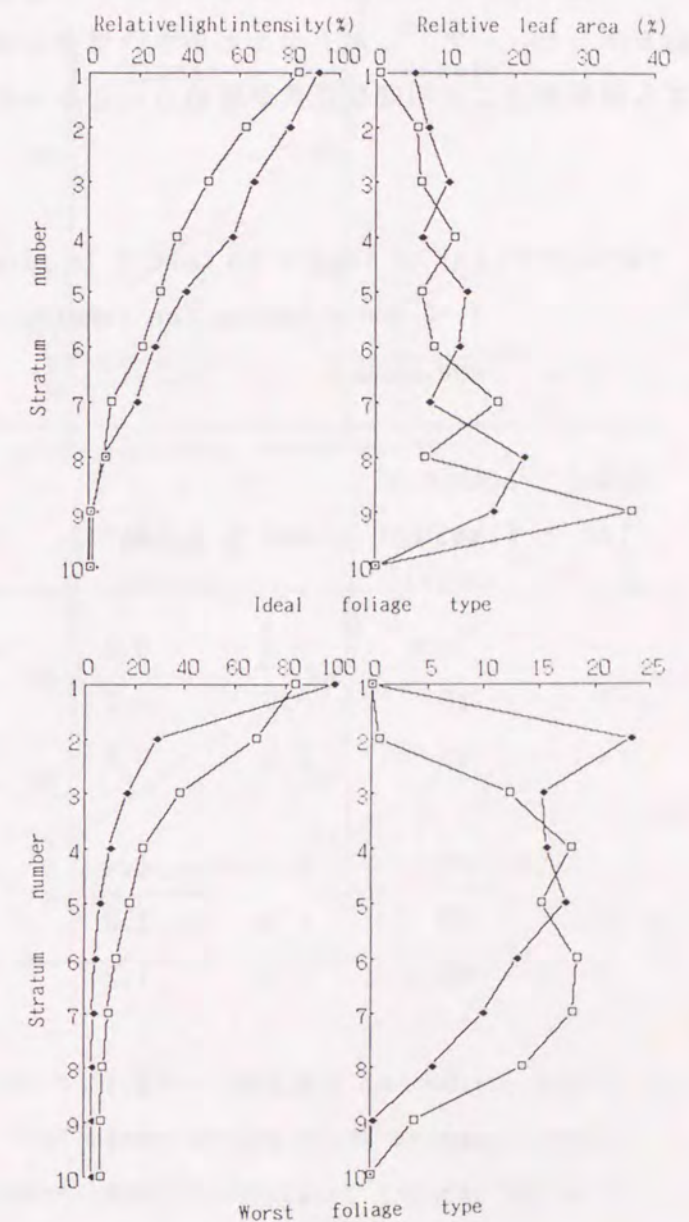


Fig. 6-6

The effect of ear length and light penetration rate of ear on the vertical distribution of leaf area and relative light intensity in the ideal and worst foliage types.

The ear length and light penetration of closed circle are 0.1cm and 0.99 and those of open square are 30cm and 0.6, respectively.



### 3. 止葉の長さ及びLAIの違いが理想型草姿及び逆理想型草姿に与える影響

#### 1) 穂による遮光が存在する場合

LAIが3, 6および9の群落それぞれにおいて, 止葉長が15cm, 30cmおよび45cmの3段階を設け, 他の要因は標準値をとるときの, 理想型草姿の葉傾角の変化を第6-7図に, 葉層構造及び群落内相対照度の変化を第6-8図に, また逆理想型草姿の葉傾角の変化を第6-9図に, 葉層構造及び群落内相対照度の変化を第6-10図に, それぞれ示した. 葉位ごとの葉身のLAIについては第6-1表に示すとおりである. 理想型草姿の葉群はいずれのLAIにおいても止葉が長くなると中位の葉身が水平化し, 葉層構造は中層のLAIの割合が小さくなる傾向が認められ, 特にLAIが大きい場合に顕著となった. 逆理想型草姿の葉群は, LAIが6及び9と大きい場合に止葉の葉身が長くなると中, 下位の葉身が直立化し, 上層のLAIの割合は大きく下層の割合が小さくなる葉層構造を示した. 一方, LAIが3と小さい場合には止葉が水平化し, いずれのLAIにおいても葉層構造には明確な差異が認められなかった. 光合成量は止葉が長くなると理想

Table 6-1 LAI of Leaf-1 to Leaf-5 in rice populations with the LAI 3, 6 and 9 having the lengths of flag leaf of 15cm, 30cm and 45cm.

Total LAI	Length of flag leaf	Leaf-1	Leaf-2	Leaf-3	Leaf-4	Leaf-5
3	15cm	0.3	0.8	0.9	0.6	0.4
	30	0.5	0.7	0.8	0.6	0.4
	45	0.8	0.6	0.7	0.5	0.4
6	15	0.5	1.4	1.7	1.3	1.1
	30	1.0	1.3	1.5	1.2	1.0
	45	1.5	1.2	1.3	1.1	0.9
9	15	0.8	2.1	2.4	2.1	1.6
	30	1.5	1.9	2.2	1.9	1.5
	45	2.2	1.7	2.0	1.7	1.4

Note: Leaf-1 to Leaf-5 are the same as in Table 5-1.

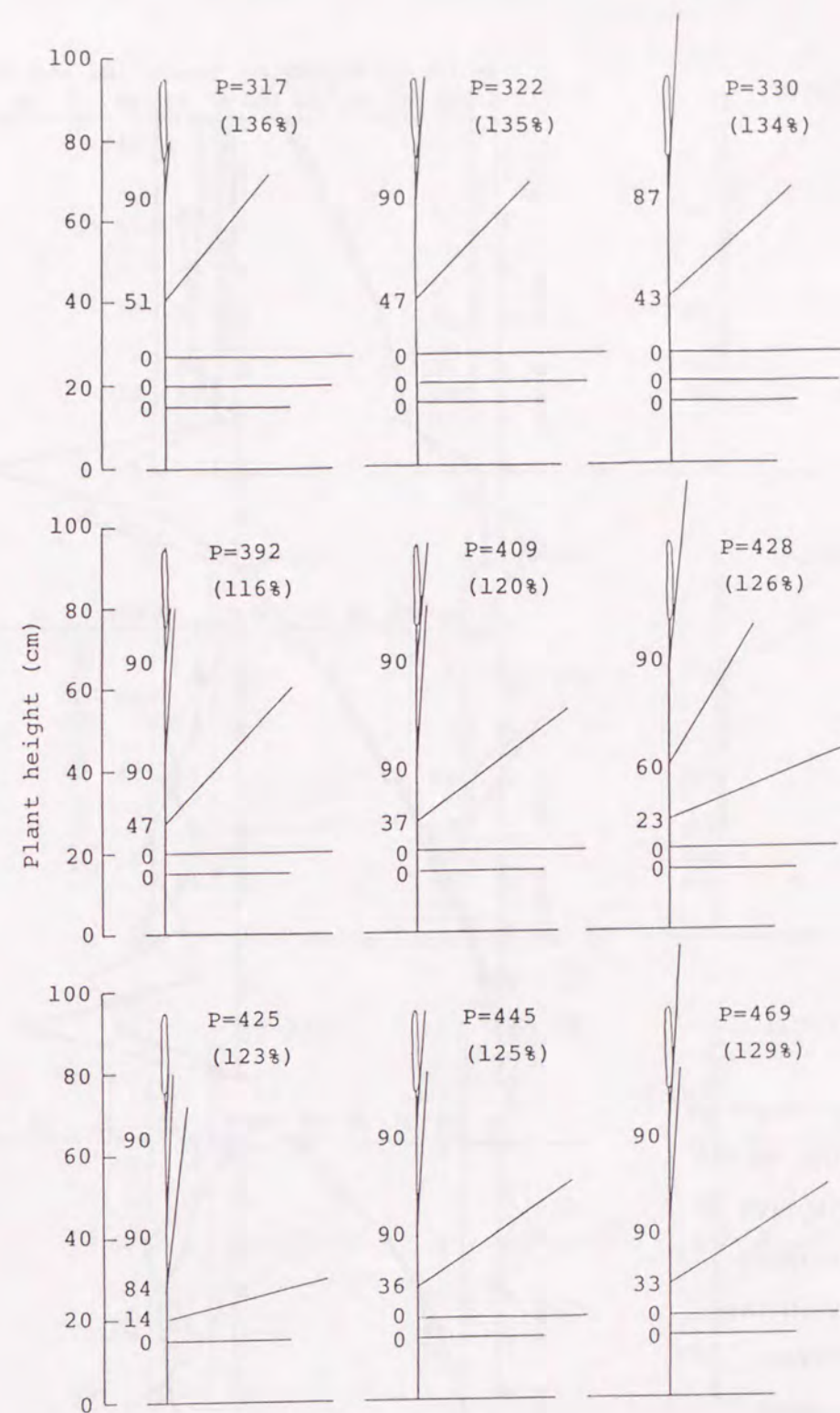


Fig. 6-7 The effect of length of flag leaf and LAI on the inclination angle of leaf blade in the ideal foliage types.

The LAI of upper, middle and lower figures are 3, 6 and 9 and the length of flag leaf of left, middle and right figures are 15, 30 and 45cm, respectively.



Fig. 6-8

The effect of length of flag leaf and LAI on the vertical distribution of leaf area and relative light intensity in the ideal foliage types.

The LAI of upper, middle and lower figures are 3, 6 and 9, respectively. The lengths of flag leaf are 15cm (closed circle) and 45cm (open square).

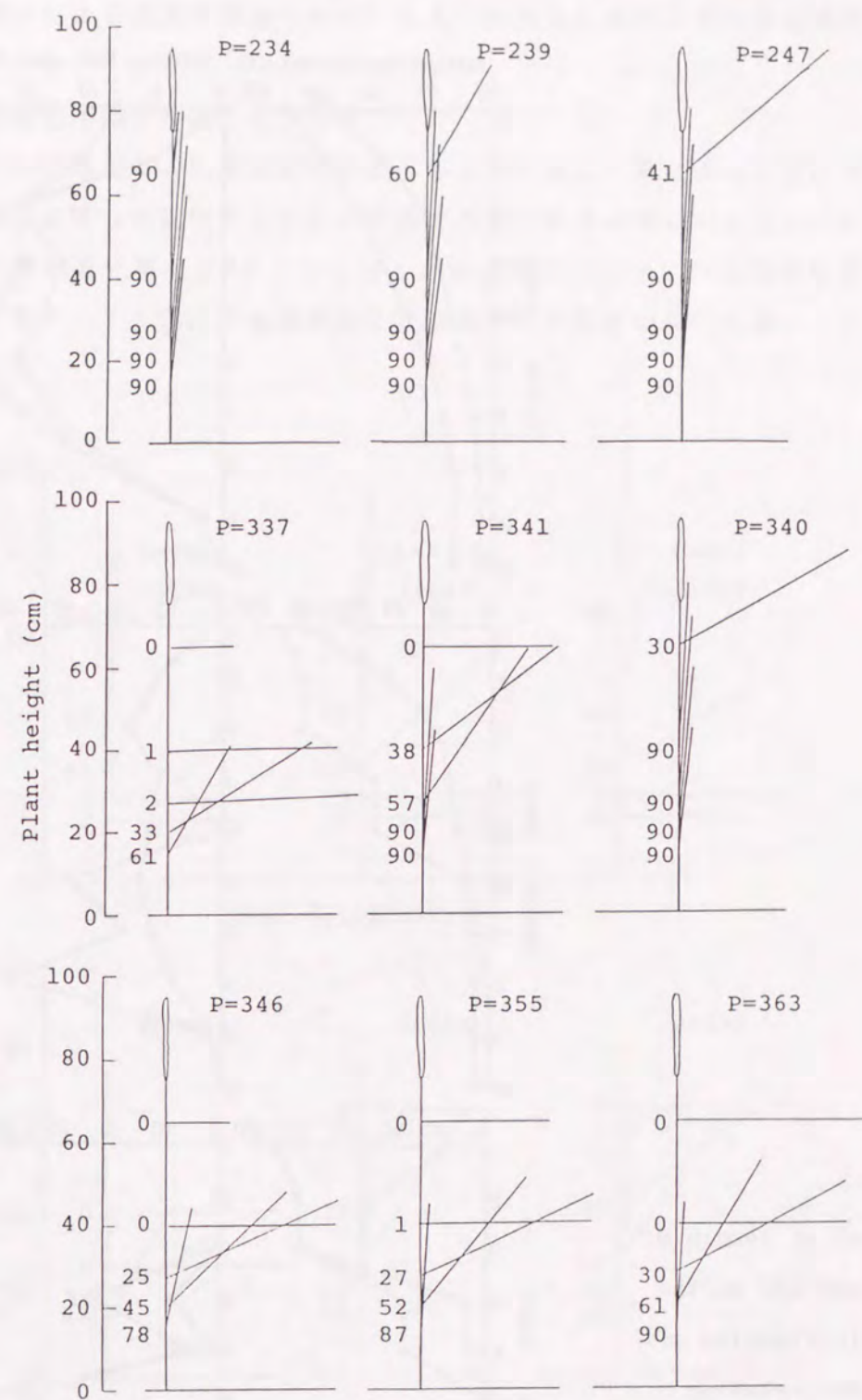
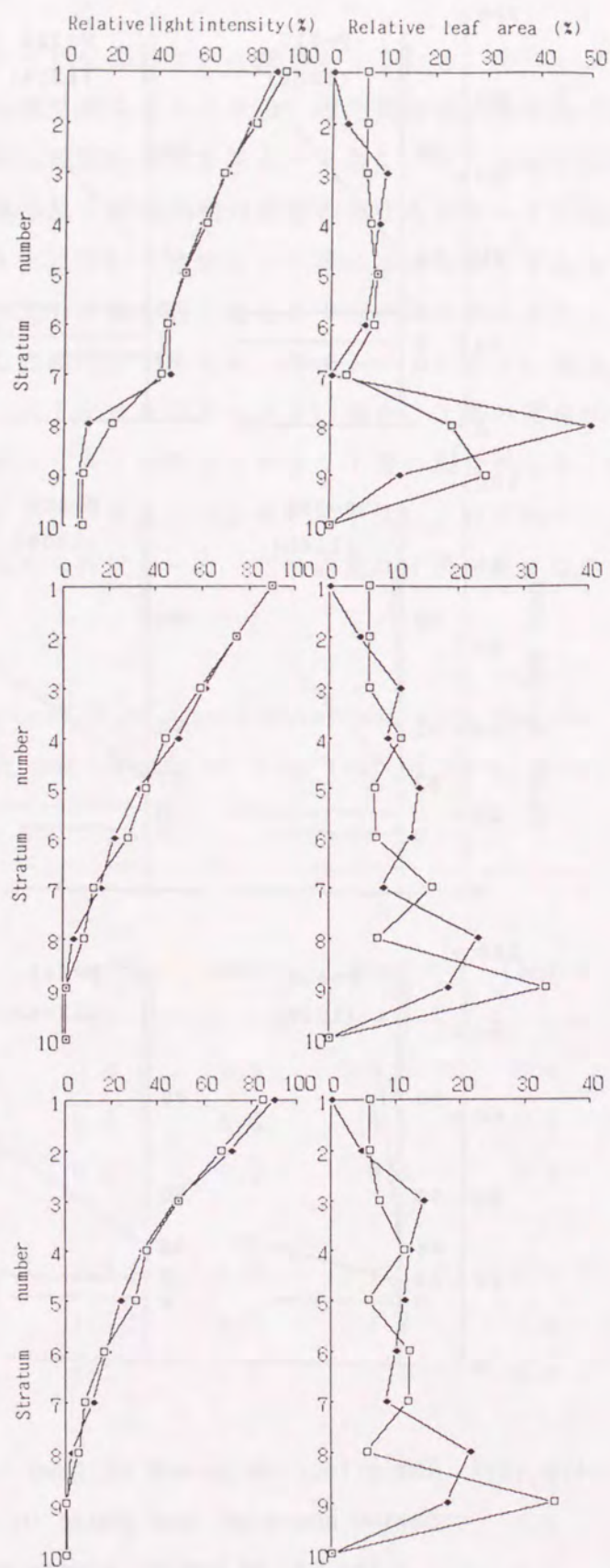


Fig. 6-9 The effect of length of flag leaf and LAI on the inclination angle of leaf blade in the worst foliage types.

The length of flag leaf and LAI of each figure are the same as in Fig. 6-7.



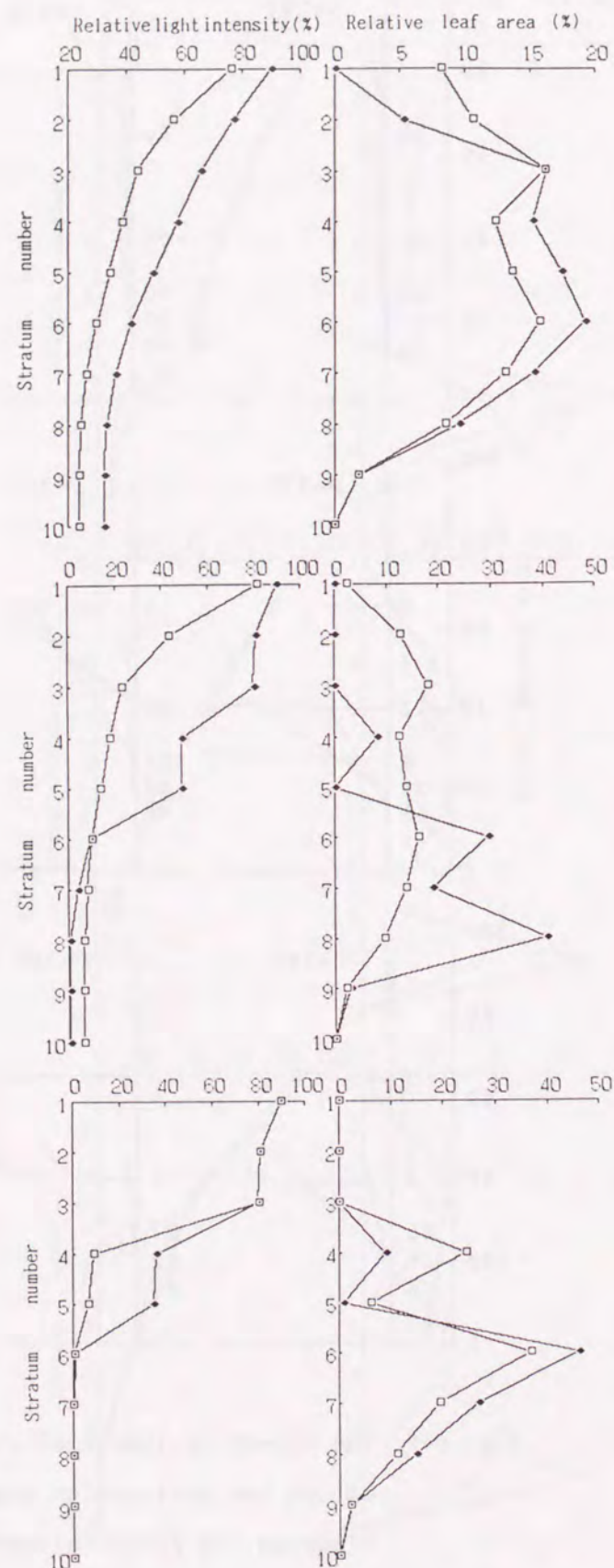


Fig. 6-10

The effect of length of flag leaf and LAI on the vertical distribution of leaf area and relative light intensity in the worst foliage types.

The length of flag leaf and LAI of each figure are the same as in Fig. 6-8.

型草姿，逆理想型草姿ともに増大する傾向にあった。光合成比は，LAIが小さい値のとき止葉長の違いによる差異は認められず，LAIが大きい値のときには止葉が長いほど大となった。

## 2) 穂による遮光が殆ど存在しない場合

止葉の長さが理想型および逆理想型草姿に与える影響は，穂によって受ける遮光の程度が止葉長の違いに伴って変化することが原因である可能性が考えられる。このことを検討するために，穂の遮光率を0.01としたときの止葉長の変化に伴う理想型草姿および逆理想型草姿を第6-11図に，葉層構造及び群落内相対照度の変化を第6-12図に示し

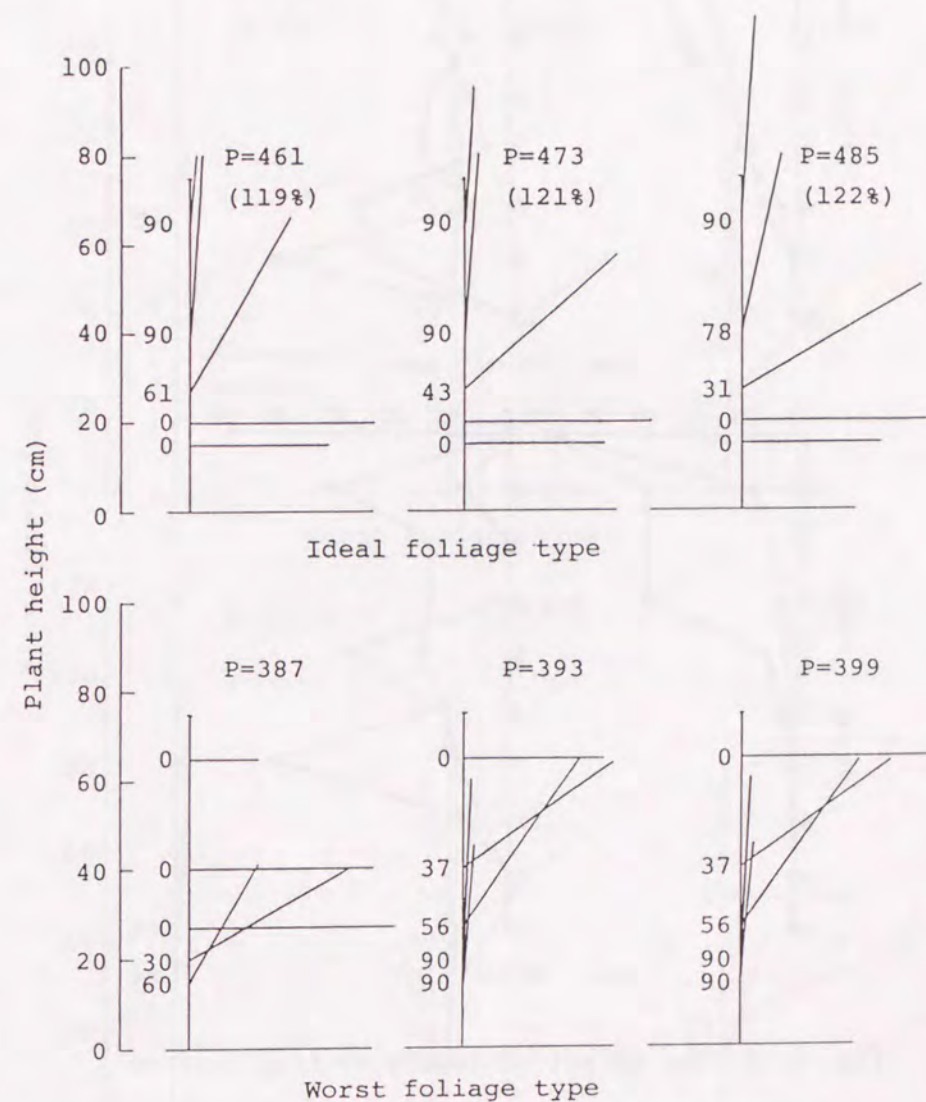


Fig. 6-11 The effect of length of flag leaf on the inclination angle of leaf blade in the ideal and the worst foliage types under no ear shading.

The lengths of flag leaf of left, middle and right figures are 0.1cm, 10cm and 30cm, respectively.



た。理想型草姿および逆理想型草姿ともに止葉長の違いに伴う各葉身の傾角の変化は、穂の遮光が存在する場合と同様であったが、光合成量については、穂による遮光がある場合の結果と異なり、理想型草姿において止葉長による光合成量の差異が小さくなった。

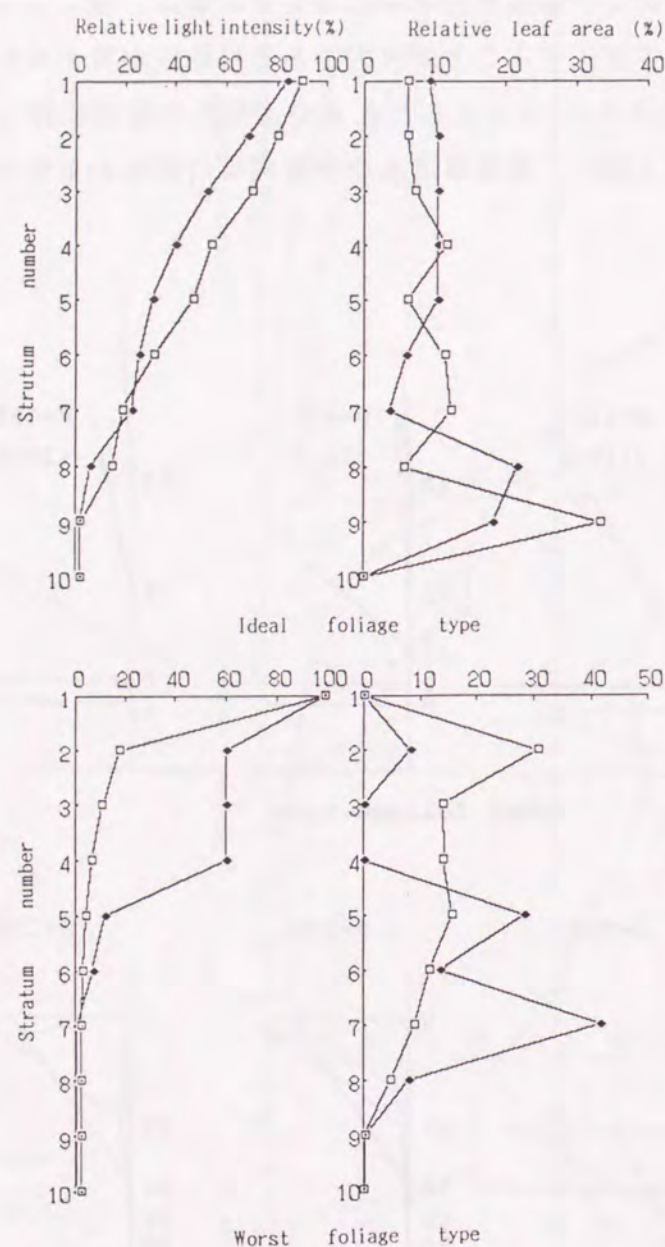


Fig. 6-12 The effect of length of flag leaf on the vertical distribution of leaf area and relative light intensity in the ideal and the worst foliage types under no ear shading.

The lengths of flag leaf are 15cm (open square) and 45cm (closed circle).

#### 4. 稈長の違いが理想型草姿及び逆理想型草姿に与える影響

##### 1) 穂による遮光が存在する場合

稈長だけが異なり他の要因は全て標準値をとる群落について理想型及び逆理想型草姿を比較した。稈長は標準値の75cm、及びそれより50%長い113cmの長稈型、逆に25%短い56cmの短稈型の3種類である。これらの両型草姿の葉傾角を第6-13図に、葉層構造及び群落の相対照度を第6-14図にそれぞれ示した。長稈及び短稈の穂お

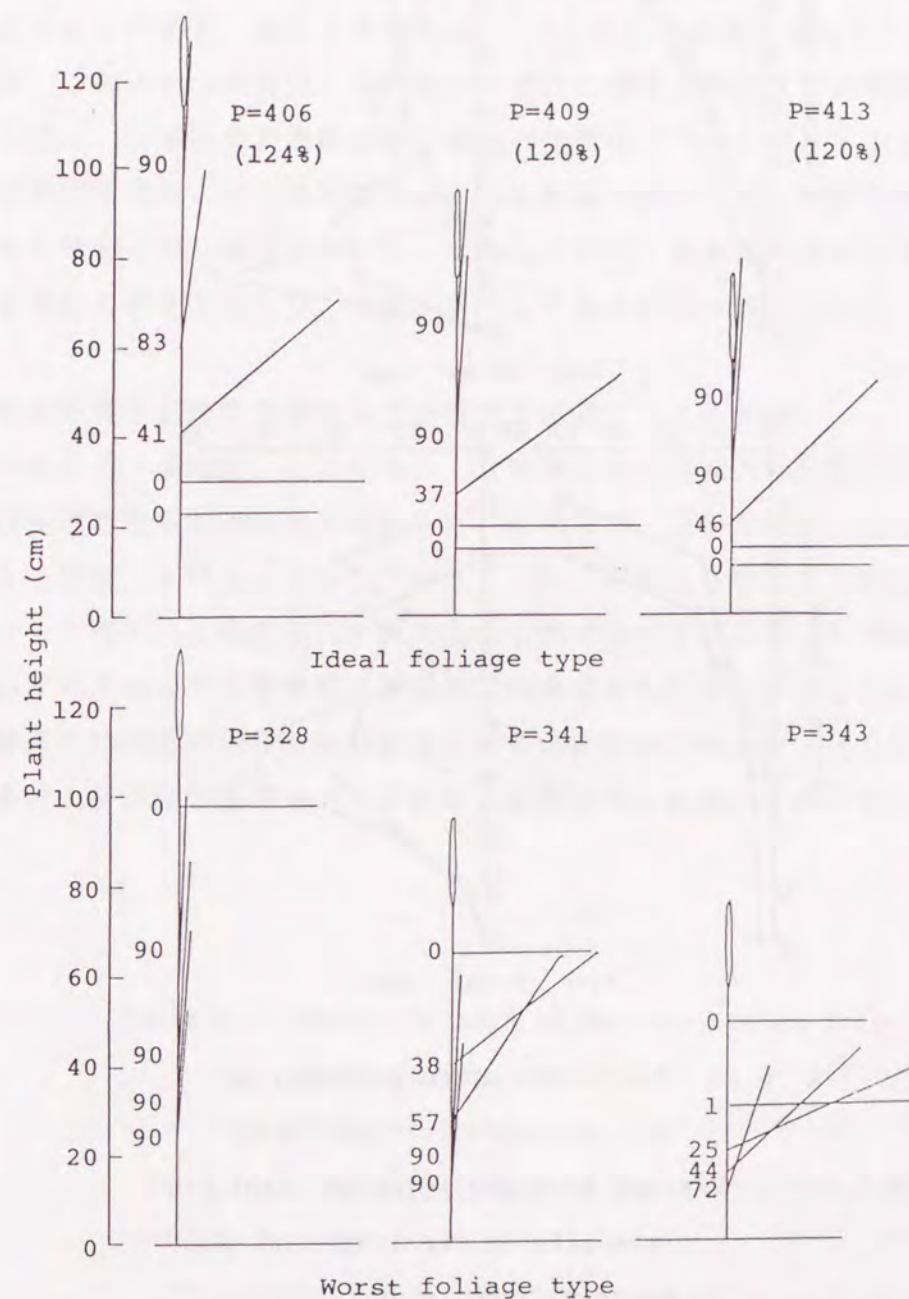


Fig. 6-13 The effect of culm length on the inclination angles of leaf blade in the ideal and the worst foliage types.

The culm lengths of left, middle and right figures are 113cm, 75cm and 45cm, respectively. See Table 6-2 in details.



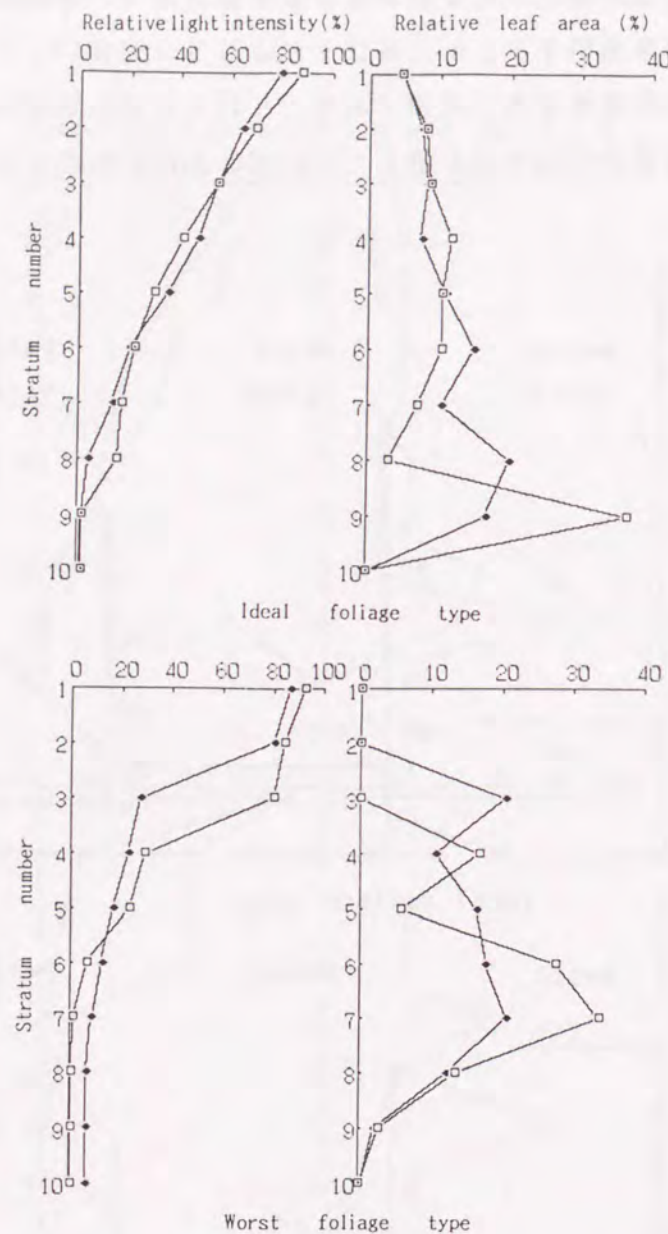


Fig. 6-14 The effect of culm length on the vertical distribution of leaf area and relative light intensity in the ideal and the worst foliage types.

The culm length are 113cm (open square) and 56cm (closed circle). See Table 6-2 in details.

よび各葉身の着生部位の高さを標準値と比較したものを第6-2表に示す。理想型草姿の葉群は、稈長が長くなるほど中位葉がわずかに水平化し、葉層構造は上層及び下層でL A Iの割合が小さく中層で大きい構造となった。逆理想型草姿は長稈が短稈に比べて中、下層で直立化し、上層で小さい葉層構造を示した。光合成量は理想型、逆理想型ともに長稈が短稈に比べ低下したがその量はわずかであり光合成比の変化もわずかであった。

## 2) 穂による遮光が殆ど存在しない場合

上述の1)の結果が穂の存在によって生じたものかどうかを検討するために、穂長は標準値の20cmのまま、穂による遮光が0.01%と、無視できるまでに小さい遮光率を設定した。このときの長稈型、短稈型それぞれの理想型草姿及び逆理想型草姿について第6-15図に、両草姿の葉層構造及び群落内光環境について第6-16図に、それぞれ示した。理想型草姿および逆理想型草姿ともに稈長の違いに伴う葉群の変化は穂による遮光が存在する場合と同じ傾向を示した。しかしながら、理想型草姿の光合成量は穂による遮光がある場合の結果と異なり、稈長が変化してもほぼ同じ値を示した。

## 5. 昼間の長さが理想型草姿及び逆理想型草姿に与える影響

昼間の長さが14時間、12時間、10時間及び8時間の4段階に変化させたときの理想型及び逆理想型草姿の相違を検討した。この場合、日の出時刻、日の入り時刻はそれぞれ5時と19時、6時と18時、7時と17時、それに8時と16時に設定した。但し、南中時(12時)の光強度はいずれの場合も標準値の500W/hである。結果、昼間の長さがいずれであっても理想型、逆理想型両草姿ともに変化はほとんど認められず、従って葉層構造及び群落内相対照度の鉛直分布もほぼ同様であった。光合成日量についても理想型草姿および逆理想型草姿のいずれにも昼間の長さの違いに伴う差はほとんど認められ

Table 6-2 Height of base of ear and leaves from I to V on the culm.

Culm length	Height of base of ear and leaves (cm)					
	Ear	I	II	III	IV	V
Long	113	98	60	41	30	23
Standard	75	65	40	27	20	15
Short	56	49	30	20	15	11



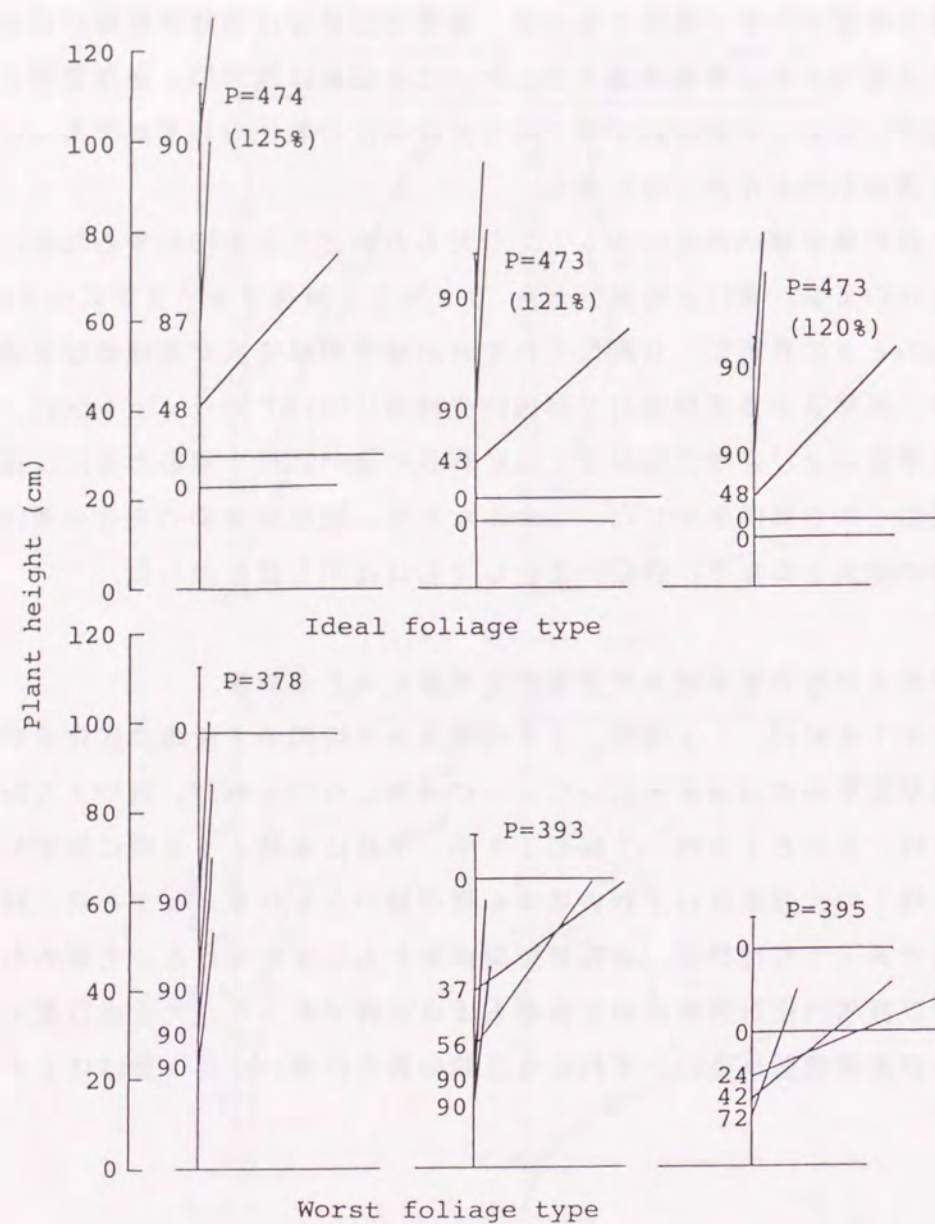


Fig. 6-15 The effect of culm length on the inclination angle of leaf blade in the ideal and the worst foliage types under no ear shading.

The culm lengths of right, middle and right figures are 113cm, 75cm and 45cm, respectively. See Table 6-2 in details.

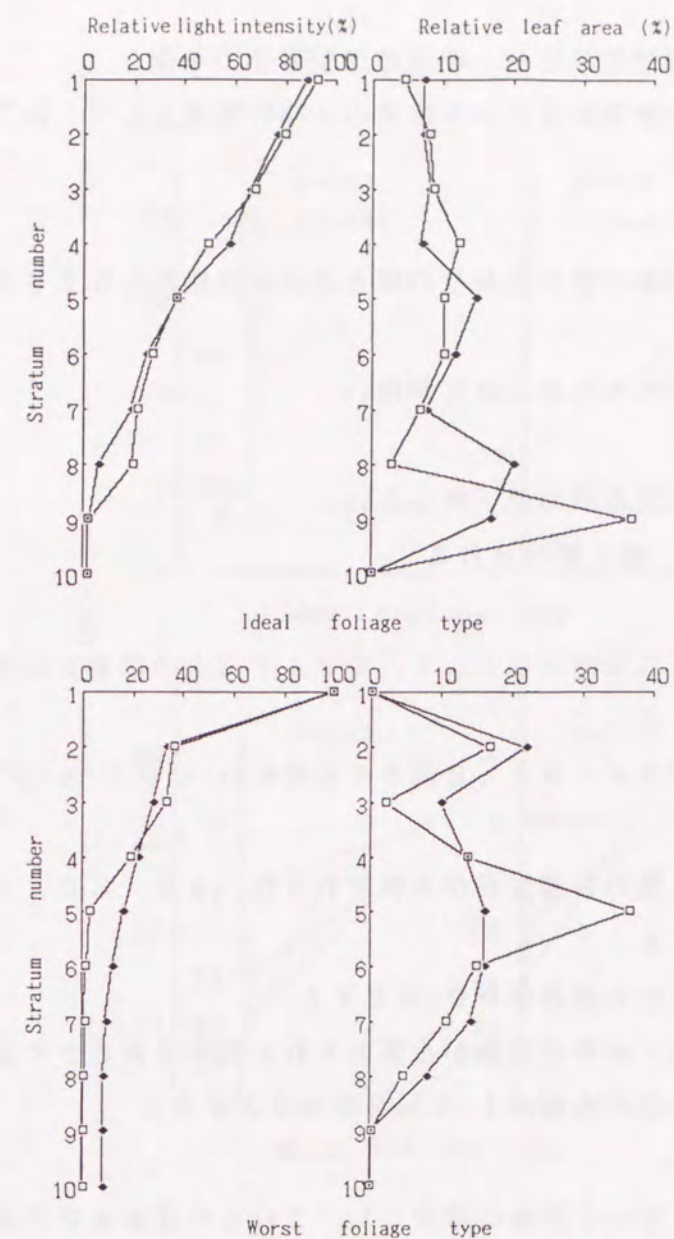


Fig. 6-16 The effect of culm length on the vertical distribution of leaf area and relative light intensity in the ideal and the worst foliage types under no ear shading.

The culm length are 113cm (open square) and 56cm (closed circle). See Table 6-2 in details.



ず、従って光合成比も同様の値を示した（図表は省略）。

#### 6. 未来の多収水稻の理想型草姿および逆理想型草姿の予測

これまでの水稻の形態の歴史的変化から未来の水稻の形態として、以下のようなタイプを予測した。

- (I) 個葉の光-光合成曲線の立ち上がりの傾きおよび光飽和したときの光合成速度が大きい。
- (II) 倒伏抵抗性をより強めるために草丈が低い。
- (III) 穂や止葉が大きい。
- (IV) 下位葉の老化による光合成の低下が小さい。
- (V) LAI が登熟期間中、高く維持される

これら5条件を満足する未来型水稻として、モデルでは次の数値を設定した。

- (1) 光-光合成曲線のパラメータA, B値をそれぞれ $0.002 \text{ m}^2/\text{W}$ ,  $0.02 \text{ mg CO}_2/\text{j}$ とする。
- (2) 穂および止葉~第5葉の各着生高がそれぞれ56, 49, 30, 15, 11 cmで稈長を56 cmの短稈とする。
- (3) 穂長を30 cm, その光透過率を0.6とする。
- (4) 止葉より下4葉の光-光合成曲線が止葉のそれと同一であるとする。
- (5) 登熟期のLAIを現在的水稻の1.5~2倍の9とする。

以上の5条件をモデルにおいて同時に設定した。これらの性質を有する水稻（以下、未来型水稻と呼ぶ）の理想型草姿および逆理想型水稻を求め、これを前章の第5-1表の標準値を有する現在の標準的な水稻（以下、現在型水稻と呼ぶ）の理想、逆理想両型草姿と比較したのが第6-17図である。未来型水稻の理想型草姿は、現在型水稻の理想型草姿に比べ中位葉でより直立した草姿を示し、未来型水稻の逆理想型草姿は現在型水稻のそれに比べて止葉がより直立し、それより下位の葉身は逆により水平化した草姿を示した。未来型水稻および現在型水稻の群落内相対照度の分布と葉層構造を理想型草姿、逆理想型草姿それぞれについて第6-18図に示した。未来型水稻の相対照度は理想型草姿、逆理想型草姿ともに現在型水稻のそれよりもより小さい値で分布した。また未来型水稻の理想型草姿の葉層構造は現在型水稻のそれに比べ中層上部でLAIが大きく中層下部で小さい分布を、また未来型水稻の逆理想型草姿の葉層構造は中、下層でLAIが大きい分布を、それぞれ示した。

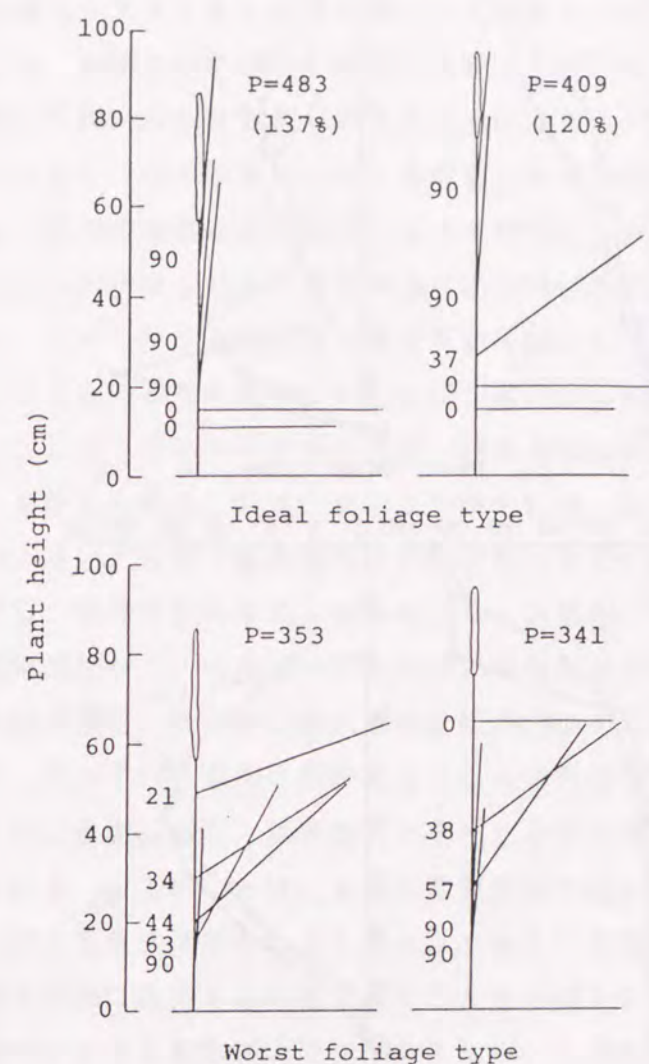


Fig. 6-17 The comparison between the current standard ideal or worst foliage types (right-hand side) and the improved those estimated in future (left-hand side).

The morphological characters of the current standard foliage types are shown in Table 5-1 and those of the improved types in future are shown in the text.



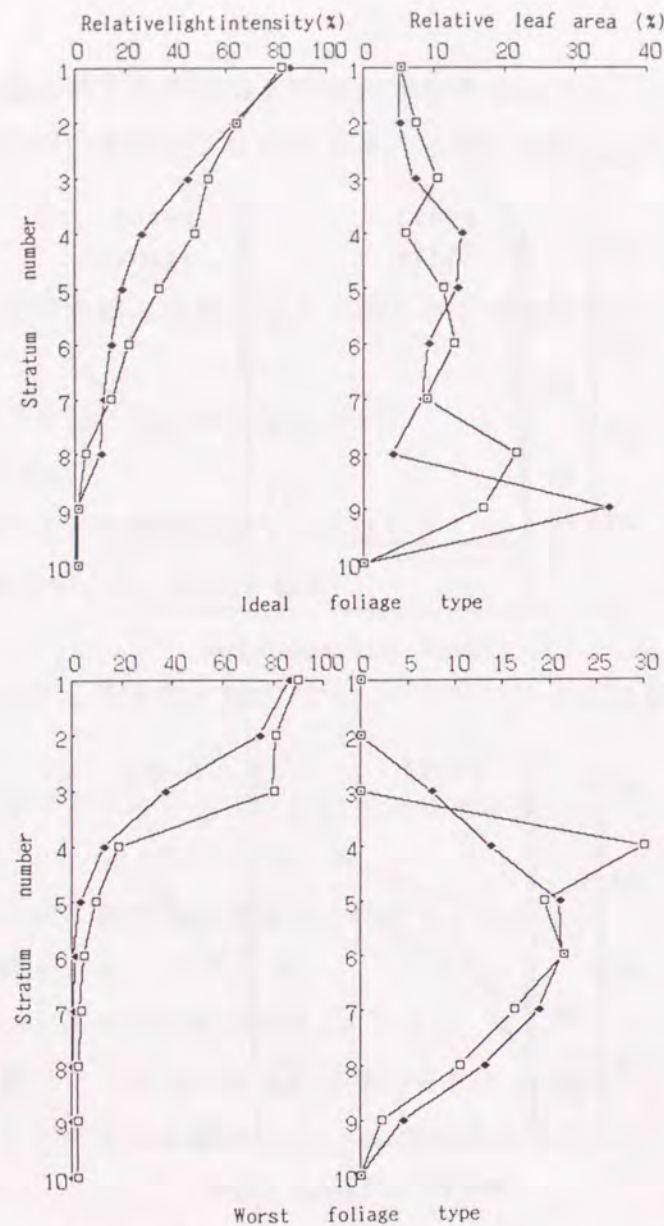


Fig. 6-18 The comparison between the current standard vertical distribution of leaf area and relative light intensity in the ideal or worst foliage types (□) and the improved those estimated in future (●).

The morphological characters of the current standard foliage types and the improved types in future are the same as in Fig. 6-17.

理想型草姿および逆理想型草姿に及ぼす全LAIと光強度の影響はどちらも類似の傾向であり、LAI、光強度が大きくなると中位葉が上位のほうから次第に直立化した。このことは、群落の光合成、物質生産に関する研究で従来主張されていたことと一致し、実際の群落も理想型草姿に比較的近似する葉分布を取るものと考えられる<sup>24)</sup>。また全LAIおよび光強度のいずれも、これらの変化に対する理想、逆理想草姿の葉傾角の変化が大きいため、全LAI及び光強度は他の要因に比べて理想型、逆理想型両草姿の決定に対する影響力が大きいことが示唆される。群落構造と光合成、物質生産との関係についての従来の研究の多くが、LAI及び光強度を主要な変動要因として取り扱ってきたことの主な理由が、この点にあるものと考えられる。光合成比は、全LAIが小さいとき大きな値を示した。これは、全LAIが小さい群落の方が、群落の光合成速度に与える草姿の影響がより大きいことを示すもので、LAIが小さい場合には、群落構造の違いは光合成速度に影響する程度は小さいとする、従来散見された予想は検討の余地があることを推測させる。光強度と理想型、逆理想型両草姿との関係から、登熟期に光強度の高い地域、あるいは同一地域でも早期栽培など、光強度の高い時期に登熟期を迎える栽培においては上、中位葉が直立した品種が、また逆に登熟期に光強度の小さい場合には上、中位葉が比較的開張した品種が、それぞれ収量的に有利となることが推測される。例えば、北海道で最も光合成が有利となる品種と、熱帯地方で有利となる品種とでは草姿に大きな相違があることが予測される。以上のことは、品種の草型育種に際しては栽培の対象となる地域の品種登熟期における光条件及び全LAIの大きさを十分考慮して、草姿に関する育種上及び栽培上の目標を個別に決定する必要があることを示唆する。

品種では穂が植物体の中で比較的高い位置にあるため、この遮光によって群落光合成速度を減少させるものと考えられてきた。その減少程度はかなり大きいと予測する報告もある<sup>109)</sup>。本実験では、穂が大きく、光透過率が減少するにつれて光合成速度は大幅に低下したが、それが理想型草姿に与える影響は小さかった。一方、穂による遮光が逆理想型草姿に与える影響は大きく、従って光合成比も大きく変化した。この結果は、穂の遮光による理想型草姿および逆理想型草姿決定への影響が、前述した光強度の減少による影響とは傾向を異にすることを示すもので、穂による遮光を、群落上層において単に南中時光強度(前章の第5-1表のMI)を減少させるものとしてのみ捉えることは困難であることを示唆している。

品種の止葉を含む上位葉の葉長、葉面積および葉身角度は、品種、栽培法によって大きく異なる<sup>110), 120)</sup>。群落構造を解析した研究成果からは、止葉を含む上位葉は短くするほうが、より直立し、なびくことがないので収量増にとって有利とするV字稲作の見方が主流である。一方、収量性から見ると上位葉は必ずしも短くする必要はないとする後期重点



追肥栽培法からの意見もある<sup>16)</sup>。本実験においては、止葉長の増大は理想型草姿の中位葉を水平化させることが認められた。従ってV字稲作のように止葉を短く、直立させる栽培法では、中位葉の葉傾角も小さく直立化たほうがよく、逆に後期重点追肥のように止葉を長くする栽培法では中位葉は開張した方が有利であることがうかがわれる。両栽培法の良否を論ずるときには、目標とすべき水稻群落の理想型草姿が互いに異なることに注意して、比較検討する必要がある。また、理想型草姿の光合成量は止葉長が長いほど大きくなった。これは、止葉が直立している場合、止葉長が長いほど、穂の上部に存在する葉量が多いことに起因するものと予想される。そこで、穂の遮光が存在しない場合の結果を見ると、理想型草姿の光合成量は、穂の遮光がある場合と同様、止葉の長いほど大きくなったがその程度は穂の遮光がある場合より小さいものであった。これらの結果は、止葉が長いことによる光合成の有利性が、穂の遮光による影響が小さくなったこと、および止葉が長いこと自体に受光態勢を有利にする効果があることの双方によってもたらされたものと考えられる。

光合成比は、全LAIが大きいとき止葉長の増大によって大きくなった。このことは、止葉の長い品種或いは止葉が長くなる栽培法をそれぞれ選択した場合、登熟期のLAIが高い群落では、少しでも理想型草姿に近付けるべく、草姿の状態に十分注意して栽培する必要性が大きいことを推測させる。

近年の水稻の品種育成においては耐倒伏性や耐肥性を高めるため、短稈化が進められ、結果的に増収効果がもたらされた。一方で、短稈に過ぎる水稻は受光態勢上、不利とする見方もある<sup>17)</sup>。本研究の結果、水稻は短稈化により理想型草姿の中位葉が直立化し、光合成量はわずかではあるが増大した。本研究では穂長を20cm、穂の遮光率を20%の一定値に固定して光合成量を計算した。この場合、短稈の水稻と長稈の水稻とでは穂と葉身との位置関係が大きく異なり、このことが短稈の水稻の光合成を若干高めた可能性が考えられる。そこで、穂の遮光を無くしたときの光合成量を短稈と長稈とで比較すると、ほとんど差異が認められなかった。これらの結果は、短稈の水稻が長稈の水稻に比べて穂の遮光の影響をより受けにくい体制にあり、稈の長さそのものは光合成に直接影響するものではないことを推測させる。但し、この結果は群落内の光環境だけを考慮したときの結果であり、実際的水稻群落では短稈に比べ、長稈の方が風通しが良好でCO<sub>2</sub>ガス交換が有利であるかも知れず、短稈の水稻群落の光合成が長稈に比べて必ずしも有利とは限らないかもしれない。また、直達光の存在を考慮する必要もあろう。

昼間の長さが理想型草姿や逆理想型草姿、それに群落光合成量に与える影響は、南中時の光強度が一定であるならばほとんど認められなかった。昼間のある時刻における光強度は、南中時光強度(MI)、日の出時刻および日の入り時刻の3要因で決定される(前章の第5-1式)。この式に基づき、昼間の長さ、日の出から日の入りまでの1時間ごとの平均光強度との関係を求めたのが第6-3表である。昼間の時間が極端に短い場合を除

いて、光強度の平均値はMIの0.667倍に近い値をとることが示される。これは、日の出から日の入りまでの光強度の理論的平均値である。

$$MI \times \int_0^\pi \sin X dX / \pi = MI \times 2 / \pi \approx 0.667 MI$$

に近似する。このことは、南中時の光強度が一定であるならば、水稻の理想型草姿及び逆理想型草姿は昼間の長さに影響を受けないことを示すものと考えられる。

水稻の育種は、多収を重要な目標の一つとしてきた。これからもこれは重要であることは疑問の余地がない。本研究で推定した未来の多収水稻の形態、すなわち個葉の光合成能力の増大、短稈化、穂の大きさの増大、下位葉の光合成能力の高水準の維持、登熟期の高LAIの維持、の諸特性を有する未来型水稻は現在型水稻に比べて中位葉がより直立する理想型草姿を示した。この場合、未来型水稻の群落光合成は現在型水稻のそれに比べて約18%大きくなることが示された。現在、栽培されている水稻の大部分が、本実験で示した現在型水稻の理想型草姿とは若干異なることから、未来型水稻の理想型草姿を具現した

Table 6-3 Relationship of average light intensity and day length obtained by using the equation 5-1 in the previous chapter.

Day length (hour)	Average light intensity (relative value: %)
2	70.7
4	65.3
6	64.4
8	64.1
10	63.9
12	63.8
14	63.8
16	63.8
18	63.7
20	63.7
22	63.7

Note: Average light intensity is 100% at noon.



場合には群落光合成量を同一光条件下 ( $500\text{ W/m}^2$ ) で20%以上、増大させる可能性がある。と推定できる。但し、光合成比が現在型水稻で120%であるのに対し、未来型水稻では137%と大きく、これは理想型草姿とは異なる草姿をとる場合、未来型水稻の多収の特性が活かされない程度が現在型水稻に比べて大きいことを示す。今後、開発されるであろう水稻品種が多収の生理的・形態的特性を備えるほど、草姿の改善の重要性が増すことが推測されよう。

以上に示したように、光合成速度を最大にする葉群の姿は、水稻自体の有する遺伝的形質とそれを変形させる栽培要因、それに光強度などの気象環境要因の組み合わせにより様々に変化した。水稻は地球上の様々な環境のもとで、種々の品種を用いて広範に栽培されている。水稻の理想的栽培は、栽培地それぞれにおいて与えられた環境を十分に活かし、栽培品種の有する特徴、有利性をできるだけ引き出すことにあろう。本研究により、この理想を実現するためには、それぞれの栽培地域に特有の理想草姿を具体化するように品種の育成及び栽培的工夫をすることの重要性を示すことができた。但し、本研究で取り扱った要因は限られたものであり、実際の群落で光合成に影響すると考えられる要因、例えば大気中の水分飽差<sup>111)</sup>や $\text{CO}_2$ の流れ<sup>25, 33, 38)</sup>などは考慮していない。また、群落光合成の計算式が散乱光のみを対象としていることも、栽培環境を光合成の計算に十分に反映していない点の一つに指摘できよう。さらに、地下部の活性<sup>69)</sup>やシンクの状態、例えば穂の老化<sup>110)</sup>なども考慮する必要がある。しかしながら、計算に含める要因数を増加させるためには、さらなるコンピュータの性能の向上やプログラムの改良が必要となる。

最近、コンピュータ画像解析を用いて、作物の葉配置や葉傾角を非破壊的かつ迅速に推定する方法が提案されている<sup>97, 98)</sup>。これにより、従来の方法に比べて、実際の群落から作物の草姿に関するより多くの情報を、より簡便に入手することが可能になった。本研究で示したモデルをより現実を反映した有用なものにするためには、このような手段により得られた多くの情報をモデルの改良に役立てていくことが必要となる。今後、情報処科学の発達に歩調を合わせ、現実の栽培場面により忠実な計算モデルを開発していくことが重要な課題の一つとなろう。

## 第5節 摘要

前章と同じモデルを用いて、水稻の穂、止葉、稈の各長さおよびLAI、それに光強度と昼間の長さが異なるときの、群落光合成量が最大および最小となるときの水稻の葉群構造（それぞれ理想型草姿、逆理想型草姿）を決定した。その結果、以下のことが明らかとなった。

1. 水稻群落のLAIを3, 6, 9, 光強度を200, 500, 800  $\text{W/m}^2$ 、とも

に3段階変化させた場合、いずれのLAI、光強度においても理想型草姿は上位葉ほど直立化し、逆理想型草姿は水平化した葉傾角の分布を示した。またLAI、光強度ともに増大するにつれて理想型草姿は上位の葉身から次第に直立化し、逆理想型草姿は上位の葉身から水平化した（第6-1, 2, 3, 4図）。

2. 穂長が長く、穂全体の光透過率が低下すると、理想型草姿では中位の葉身が若干水平化し、逆理想型草姿では上、中位の葉身が直立化した（第6-5, 6図）。

3. LAIおよび止葉長を変化させたとき、理想型草姿の葉群はいずれのLAIにおいても止葉が長くなると中位の葉身が水平化し、葉層構造は中層のLAIの割合が小さくなる傾向が認められ、これらは特にLAIが大きい場合に顕著となった。このような傾向は穂がほとんど存在しない場合にも共通していた。但し理想型草姿の群落光合成量は穂が存在しない場合には止葉長の影響を余り受けなかった（第6-7, 8, 9, 10, 11, 12図）。

4. 稈長を変化させたとき、理想型草姿の葉群は稈長が長くなるほど中位葉がわずかに水平化し、葉層構造は上層及び下層でLAIの割合が小さく中層で大きい構造となった。逆理想型草姿は長稈が短稈に比べ中、下位で葉身が直立化し、上層で大きい葉層構造となった。この傾向は穂がほとんど存在しない場合にも同様であった。但し理想型草姿の光合成量は穂が存在しない場合には稈長の影響を受けなかった（第6-13, 14, 15, 16図）。

5. 昼間の長さを14時間から8時間まで4段階に変化させたとき、理想型草姿、逆理想型草姿に変化はほとんど認められず、光合成量についても同様であった。

6. 未来に予想される形態的および生理的特徴を有する水稻の草姿と葉層構造を現在の水稻のそれらと比較すると、理想型草姿は中位葉でより直立し、逆理想型草姿は止葉がより直立し、それより下位の葉身は逆により水平化した草姿を示した。また葉層構造は中層上部でLAIが大きく中層下部で小さい分布を、また逆理想草姿の葉層構造は中、下層でLAIが大きい分布を、それぞれ示した（第6-17, 18図）。

以上の結果、群落光合成を最大にする葉群の姿は水稻のLAI、稈、葉身などの形態や光要因の違いにより様々に変化した。水稻の栽培地において与えられた環境や現在および未来の品種の有する特徴を活かして群落光合成を高めるためには、栽培地域と品種の組み合わせで決まる理想型草姿を具体化するように品種の育成及び栽培的工夫をすることが重要である。



水稻の収量性を論じる上で、水稻葉群の構造を解析することは重要な意義を有する。本研究において、品種、作期、栽培様式などの異なる水稻群落の鉛直葉分布（葉層構造）と収量性との関係を解析した結果、各水稻群落に共通して認められた傾向は以下の点であった（第1編第1、2、3章）。

1. 水稻の生育に伴って上層の葉重割合が大きくなる。
2. 葉層構造は生育時期が同一であれば、地上部の大きさに無関係に決まる。また葉層構造は極端な高密度栽培を除けば、水稻個体の密度による影響を余り受けない。
3. 水稻群落の収量は葉量の小さい場合地上部全重に、葉層の大きい場合には逆に葉層構造に強い影響を受ける。
4. 収量は葉量が大きい幼穂形成期や出穂期に上位葉がより直立的と考えられる葉層構造で、しかも気象条件が良好であるときに高い。

以上の、水田圃場で実証的に得られた結論をさらに実験的に確認するために、水稻の穀実収量性に群落光合成が最も反映すると考えられる登熟期における生葉身の傾斜角を、人為的に変えた群落を作出し、その収量性を検討した（第2編第4章）。その結果、登熟期間中に葉傾角が大きく水平的であり、群落内の光環境がより暗いほど収量は劣った。これは前述の実証的結論の4を裏付けるものである。すなわち、登熟期の水稻群落は、群落内における光強度の減衰係数がより小さいほうが収量的に有利であることが、圃場における実証的及び実験的、両解析結果から共通して結論されることになる。

次にこのことをモデルを用いてさらに理論的に証明し、かつ実際の圃場においては検証が困難と考えられる様々な形態を有する水稻群落および光条件下における、水稻の葉傾角分布と群落光合成との関係を求めた（第3編第5、6章）。その結果、上述の実証的結論および実験的結論は理論的にもLAI、光強度、個葉の光合成特性、穂長、止葉長の形態および光強度が広範囲に異なった条件下において認められることが明らかとなった。さらにこの理論的研究結果から、水稻群落の光合成を最大とする理想型草姿は水稻の形態および光条件の違いにより様々に変化することが明らかとなった。

以上のことより、水稻の収量性をより改善するための登熟期の水稲草姿は、一般的には上位葉が直立的で光強度を急激に減衰させることなく、より下層にまで光を透過させ、下位の葉身が水平的になって最下層の光強度は小さくなるような葉分布をとることが、普遍的な必要条件であると結論される。しかしながら、この条件を満足しつつも、水稻の形態や葉身の光合成特性や光条件が異なる場合、すなわち栽培する品種や時期、場所などが異なる場合には、それぞれにおいて異なる理想型草姿が理論的に存在することが明らかにされた。改良の進んだ現代品種は、通常の栽培ではこの理想型草姿に近い草姿を示すことが

多いものと考えられるが、品種によっては理想型草姿に近づける余地があるものも存在するであろう。さらに、これからの育種技術や栽培技術の進展によって登熟期のLAIがより高く、穂が大きく、個葉の光合成特性がより改善された水稻が将来、登場してくるであろう。この水稻の理想型草姿は、現存の水稻のそれとは若干異なる葉分布をとることが理論的研究から具体的に予測された。

地球的にみて、人口急増地域は米を主食とする地域を多く含むため、米を食する人口は今後急速に増大するであろうとみることができる。水稻の収量性向上の研究は、近い将来世界的に重要な課題として認識される可能性が高い。従って、より多収性を付与された水稻品種がこれからも数多く作出されてくるに違いない。これら品種の、多収の能力を十分に発揮するためにはその形態的・生理的特徴に見合った草姿を有するよう同時に改良するべきである。その改良に際して、本研究の予測が役立つことを期待するものである。



1. 梶 和一 1971. 暖地型および寒地型牧草の乾物生産に及ぼす温度の影響. 江原薫監修. 飼料作物草地の研究. 養賢堂, 東京. 146-158.
2. 秋浜友也 1971. イネ育種における競争の役割の究明とその応用に関する研究. 農技研報D 22: 23-69.
3. AKIYAMA, T. and P. YINGCHOL 1972. Studies on response to nitrogen of rice plant as affected by difference in plant type between Thai native and improved varieties. Jap. J. Crop Sci. 41:126-133.
4. ALLARD, R.W. 1961. Relationship between genetic diversity and consistency of performance in different environments. Crop Sci. 1: 127-133.
5. 荒木浩一・鈴木新一 1964. 直播水稻の栄養生理に関する研究. (第1報) 移植水稻と乾田直播水稻の比較. 四国農試報告 11: 13-29.
6. ———・——— 1964. ————. (第2報) 乾田直播水稻に対する播種時窒素施用の意義. 四国農試報告 11: 30-39.
7. 有原文二・岩田文男・渡辺和之 1978. 葉身の直立姿勢がトウモロコシの個体群乾物生産および子実収量に及ぼす影響. 日作紀 47:536-540.
8. ARMY, T. J. and F. A. GREER 1967. Harvesting the sun. Edited by San Pietro et al. Academic Press, New York. 321-332.
9. BANERJEE, S.P., A. SARKAR and M.K. MAJUMDAR 1971. Competitive ability of two rice genotypes in relation to their survival in a mixture. Genetica Polonica 12(2): 51-59.
10. CHANG, W.L. and H.P. WU 1974. The stability, heterosis and competition studies of grain yield in pure, mixed and hybrid populations of rice. Annual Report, Institute of botany, Academia Sinica, July 1973 to June 1974, Nankang, Taiwan: 32-33.
11. DOSSOU-YOVO, S., R. BONHOMME and J.L. PRIQUÉ 1981. Effect of shading on crop geometry in one rice cultivar (Cigalun) and two variants derived from Androgenesis. Phytosynthetica 15:192-194.
12. DUNCAN, W.G. 1971. Leaf angles, leaf area, and canopy photosynthesis. Crop Sci. 11:482-485.
13. 藤巻 宏・鶴飼保雄 1985. 世界を変えた植物. 培風館, 東京. i-ii.
14. GHOSH, A.K. and S.V.S. PRAKASHA RAO 1963. Observations on the positional effect of rice varieties. Oryza 1(2): 71-80.
15. 橋川 潮 1978. ばらまき水稻の個体密度に関する一考察. 近畿作育会報 23: 42-45.
16. ——— 1985. 三. 上位葉の伸長と登熟力. イネ作の基本技術. 農山漁村文化協会, 東京. 56-61.
17. ——— 1985. 四. 稈が伸びるのはイネの本性. 1. 草型改善による葉面積拡大の効果. イネ作の基本技術. 農山漁村文化協会, 東京. 62-64.
18. 波津久文芳・工藤昭雄 1965. 散播水稻の播種密度について. 日作九支報 25: 42-45.
19. 林 健一・伊藤 博 1962. 光利用効率からみた水稻品種の草型に関する研究. 第1報 水稻品種の群落吸収係数とその意義. 日作紀 30: 329-333.
20. HAYASI, K. 1970. Efficiencies of solar energy conversion and relating characteristics in rice varieties. Jap. J. Crop Sci. 38:495-500.
21. 林 健一 1973. 生産力の種間差. 品種間差 作物の光合成と物質生産. 戸荻義次監修. 養賢堂, 東京. 302-312.
22. 平崎勇雄・森山真策・北村 稔 1967. 水稻の乾田直播栽培における窒素の分施肥について(II). 中国農業研究 36: 18-19.
23. 平沢 正・飯田幸彦・石原 邦 1989. 水稻葉身における空気湿度, 葉の水ポテンシャルの低下に伴う光合成速度の現象の主たる要因の検討. 日本作物学会紀事 58(3):383-389.
24. 広田 修・武田友四郎 1987. 作物の群落構造と物質生産-受光およびCO<sub>2</sub>拡散- I. 水稻・大豆個体群における葉の表・裏面受光. 九大農学芸誌 41(3・4):111-121.
25. ———・——— 1987. ————. II 水稻および大豆個体群のCO<sub>2</sub>拡散係数ならびに群落光合成. 九大農学芸誌 41(3・4):123-131.
26. ———・——— 1988. ————. IV. 葉の傾き, サイズおよび葉面積密度の垂直分布が群落光合成に及ぼす影響. 九大農学芸誌 42(3・4):125-136.
27. 堀江 武 1981. 気象と作物の光合成, 蒸散そして生長に関するシステム生態学的研究. 京都大学学位論文.
28. ———・桜谷哲夫 1985. イネの生産の気象的評価・予測法に関する研究 (1) 個体群の吸収日射量と乾物生産の関係. 農業気象 40(4): 331-342.
29. 星川清親 1975. I 日本のイネ, 世界のイネ. 解剖図説 イネの成長. 農山漁村文化協会, 東京. 11-15.
30. 星野次汪 1974. 圃場における作物品種間の競争. 農及園 49: 1207-1212.



31. HOSHINO, T. 1982. Effects of planting density on the interaction between two rice varieties in the mixed planting. Japan. Jour. Crop Sci. 51: 8-13.
32. 池 隆肆 1976. 各種栽培様式での基本技術 手植え=移植栽培 IV 本田作業 4 田植え. 農業技術大系 作物編2 イネ・基本技術編. 農山漁村文化協会, 東京. 211-215.
33. INOUE, K. 1977. Numerical experiments about three-dimensional transfer of CO<sub>2</sub> over a finite model rice field in relation to canopy photosynthesis. Bull. Natl. Inst. Agric. Sci., Ser. A 24:19-43.
34. IRRI 1963. Development of improved varieties. IRRI Ann. Rep. 1963. 15.
35. — 1964. Genetic analysis of quantitative characters in Peta × I-geo-tze. IRRI Ann. Rep. 1964. 25-29.
36. — 1965. Component characters of plant type. IRRI Ann. Rep. 1965. 94-96.
37. — 1973. Drought resistance. IRRI Ann. Rep. 1973. 16-21.
38. — 1975. Drought tolerance. Leaf angle. IRRI Ann. Rep. 1975. 151-152.
39. — 1975. Effect of water regimes on root development. IRRI Ann. Rep. 1975. 323-324.
40. — 1976. Leaf angle and temperature. IRRI Ann. Rep. 1976. 116.
41. — 1977. Microclimate of two rice canopies with contrasting plant types. IRRI Ann. Rep. 1977. 323-324.
42. 石原 邦・斎藤邦行 1987. 湛水状態の水田に生育する水稻の個葉光合成速度の日変化に影響する要因について. 日本作物学会紀事 56(1):8-17.
43. ———・八植 敦 1987. 水稻品種の光合成能力の比較 - 測定方法の検討を含めて. 日本作物学会紀事 56(別号2):239-240.
44. 石井龍一・長尾明利・佐々木治人・玖村敦彦 1986. 水稻の個体群光合成に関する研究第1報 出穂期における品種間差. 日本作物学会紀事 55(別号2):81-82.
45. 伊藤綾子 1969. 水稻群落の葉群の構造と直達光の透入について. 日作紀 38: 355-363.
46. IWAKI, H. 1975. Computer simulation of vegetative growth of rice plants. JIBP Synthesis 11:105-120.
47. 岩下友記 1979. 早期栽培用水稻の収量育種. 育種学最近の進歩 20:14-17.
48. 岩田岩保・馬場 赳 1962. 水稻品種の耐肥性に関する研究 第2報 光合成から見た水稻の耐肥性と珪酸との関係. 日作紀 30:237-240.
49. JENNINGS, P.R. 1964. Plant type as a rice breeding objective. Crop Sci. 4: 13-15.
50. ———, P.R. and J. DE JESUS, JR. 1968. Studies on competition in rice I. Competition in mixtures of varieties. Evolution 22: 119-124.
51. ——— and R.M. HERRERA 1968. ———. II. Competition in segregating populations. Evolution 22: 322-336.
52. ——— and R.C. AQUINO 1968. ———. III. The mechanism of competition among phenotypes. Evolution 22: 529-542.
53. 上堂秀一郎・伊藤博章 1987. 携帯型分析計によるイネの光合成・蒸散の同時測定と品種間差の検出. 日本作物学会紀事 56(別号2):233-234.
54. 神田巳季男・西沢武明 1967. 栽植密度・様式を異にした水稻個体群の生長解析 - 特に品種の草姿と関連して -. 東北大農研報 18: 215-240.
55. 片倉権二郎 1964. 誰でもできる五石どり - 片倉式イナ作のすべて - 農山漁村文化協会, 東京. 234.
56. KAWANO, K. and A. TANAKA 1967. Studies on the competition in segregating populations. Evolution 22: 332-336.
57. ———, H. GONZALEZ and M. LUXENA 1974. Intraspecific competition, competition with weeds, and spacing response in rice. Crop Sci. 14: 841-845.
58. KEENER, M.E. and K.J. MCCREE 1975. A test of the Duncan Model of photosynthesis in plant communities. Crop Sci. 15: 214-216.
59. 木下 収・渡辺忠世 1969. 水稻の群落構造に関する作物生態学的研究. 第3報 品種の草型を異にした場合の水稻群落構造の時期的変化. 日作紀 38(別号1): 29-30.
60. ———・——— 1969. ———. 第4報 栽植様式を異にした場合の水稻群落の構造の時期的変化. 日作紀 38(別号1): 31-32.
61. ———・——— 1970. 水稻の群落構造に関する作物生態学的研究. 第5報 草丈の異なる品種の群落構造の時期的変化. 日作紀 39(別号1): 21-22.
62. ———・——— 1970. ———. 第6報 草丈の異なる品種を混植した場合の群落構造の時期的変化. 日作紀 39(別号1): 23-24.
63. ———・黒田俊郎 1975. 水稻の群落構造に関する作物生態学研究. 第11報 乾田直播栽培における群落構造. 日作紀 44(別号1): 9-10.
64. 清沢茂久 1982. 今後の病害抵抗性育種と関連する諸問題(2). 農業技術 37:



- 500-505.
65. ——— 1982. ——— (3). 農業技術 37: 538-542.
66. ——— 1983. ——— (4). 農業技術 38: 20-24.
67. KOKUBUN, M. and K. WATANABE 1981. Analysis of the yield-determining process of field-grown soybeans in relation to canopy structure. II. Effect of plant type alternation on solar radiation interception and yield components. Jap. J. Crop Sci. 50:311-317.
68. 黒田栄喜・大川泰一郎・石原 邦 1989. 水稻の株を構成している各茎に着生する葉身の光合成速度の相違 第1報 主茎と1次分げつ茎の同伸葉の葉身の比較. 日本作物学会紀事 58(別号1):116-117.
69. ———・玖村敦彦 1989. 圃場条件下における水稻個葉の光合成の実態とその解析第2報 光合成速度の個葉間変異とその基礎. 日本作物学会紀事 58(3): 347-356.
70. ———・大川泰一郎・石原 邦 1989. 草高の異なる水稻品種の乾物生産の相違とその要因の解析, とくに個体群内におけるガス拡散に着目して. 日本作物学会紀事 58(3):374-382.
71. KUROIWA, S. 1970. Total photosynthesis of a foliage in relation to inclination of leaves. In: Setlik, I. [Ed.] Prediction and measurement, of photosynthetic productivity. Proceedings of the IBP/PP Technical Meeting, 1969. Wageningen, Pudoc (1970) 79-89.
72. ———, S. and T. TSUCHIYA 1989. Dry matter production in relation to foliage structure. 1988 SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands. 29-36.
73. 櫛淵鉄也 1981. 直播栽培におけるイネ品種の生態と育種への応用. 農事試研報 35: 1-50.
74. 广东省农业科学院水稻生态研究室 1977. 水稻叶面积, 叶开张角与光能利用的研究. 植物学报 19:34-40.
75. 刘 贞琦 1980. 不同株型水稻光合特性的研究. 中国农业科学 1980 (3):5-10.
76. 松島省三・和田源七・田中孝幸・星野孝文 1963. 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究. 第67報 高収量成立原理の探索と実証(1). 日作紀 32: 48-52.
77. ———・田中孝幸・星野孝文 1964. ———. 第68報 稲の姿勢と

- 同化能率(1). 日作紀 33: 44-48.
78. ———・田中孝幸・星野孝文 1965. 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究第73報過繁茂の場合における稲体の受光態勢による登熟歩合診断の研究. 日作紀 34:25-29.
79. MCCREE, K.J. and M.E. KEENER 1974. Simulations of the photosynthetic rates of three selections of grain sorghum with extreme leaf angles. Crop Sci. 14: 584-587.
80. 三宅一郎・中野嘉弘・水野鉄司・山本嘉一郎 1977. SPSS 統計パッケージII. 東洋経済新報社, 東京. 129-155.
81. MONHANTY, C.R. and S. GANGODHAY 1982. Variation of leaf angle and incidence of rice blast disease. J. Agric. Sci., Camb. 98:225-227.
82. MONSI, M. · S. SAEKI 1953. Über den lichtfactor in den pflanzengesellschaften und seine bedeutung für die stoffproduktion. Jap. J. Bot. 15:22-52.
83. MORISHIMA, H., H.I. OKA and T. CHANG 1977. Analysis of genetic variations in plant type of rice. 1. Estimation of indices showing genetic plant type and their correlations with yielding capacity in a segregating population. Japan J. Breed. 17: 73-84.
84. 森山真策 1966. 水稻の乾田直播栽培における窒素の分施肥について. 中国農業研究 34: 17-18.
85. 村田吉男・玖村敦彦・石井竜一 1976. 作物の光合成と生態. 農山漁村文化協会, 東京. 276.
86. 中西俊男 1983. シミュレーションの発想 新しい問題解決法. 講談社, 東京. 1-254.
87. 中尾佐助 1966. 栽培植物と農耕の起源. 岩波書店, 東京. 121-128.
88. ——— 1966. 栽培植物と農耕の起源. 岩波書店, 東京. 139-140.
89. 中沢文男・角田公正・鳥倉弘文・宮岡一雄 1989. 水稻多収性品種の個葉の光-光合成速度. 日本作物学会紀事 58(別号1):114-115.
90. ———・———・——— 1989. 水稻多収性品種の光合成特性について 2. 個体の光合成速度. 日本作物学会紀事 58(別号2):81-82.
91. 新妻芳弘・岡野博文・小野敏忠 1976. 水稻品種混合集団の変化におよぼす栽培環境の影響. 育種 26: 220-228.
92. 農林水産技術会議事務局監修 1964. 水稻直播栽培に関する土壌肥料試験成績集. 日本硫酸工業協会, 東京. 18-111.
93. ———編 1973. 農林水産研究文献解題: 水稻直播編. 農林



- 統計協会, 東京. 27-72.
94. 農林統計協会 1989. 図説 農業白書(昭和63年度版). 財団法人 農林統計協会, 東京. 121-136.
  95. 小川房人 1961. 高等植物混合群落の密度効果に関する実験的研究. 京都大学学位論文. 1-170.
  96. Oka, H.I. 1960. Variation in competitive ability among rice varieties (Phylogenetic differentiation in cultivated rice XIX). Japan. J. Breed. 10: 61-68.
  97. Oka, M. · K. Hinata 1988. An application of computer image analysis for characterization of plant type in rice cultivars. Japan. J. Breed. 38:449-458.
  98. ———— 1989. Comparison of plant type between new and old rice cultivars using computer image analysis. Japan. Jour. Crop Sci. 58(2):232-239.
  99. 岡部四郎 1967. 多系混合方式による耐病性の育種. 育種学最近の進歩 8: 88-
  100. 岡島秀夫 1962. イネ個体群の光合成と収量. イネの栄養生理. 農山漁村文化協会, 東京. 172-179.
  101. 大川泰一郎・黒田栄喜・石原 邦 1989. 水稻の株を構成している各茎に着生する葉身の光合成速度の相違 第2報 短稈穂数型品種日本晴と長稈穂重型品種台農67号の比較-主茎と分げつ茎の光合成速度の相違に着目して-. 日本作物学会紀事 58(別号1):118-118.
  102. 大村 武 1977. V. 育種目標形質とその検定. 2. 多収性. 1) 個体群同化能力. 角田重三郎他著. 植物育種学. 文永堂, 東京. 220-227.
  103. Pearce, R.B., R.H. Brown and R.E. Blaser 1967. Photosynthesis in plant communities as influenced by leaf angle. Crop Sci. 7:321-324.
  104. Philip, R. and S. Devadath 1980. Relation between some leaf characters and the occurrence of bacterial blight of rice. Il Riso 29:317-322.
  105. Posner, J.L. 1978. Solar radiation and the growth and productivity of upland rice (Oryza Sativa) in west Africa. Ph.D. dissertation Cornell Univ. 225pp.
  106. Roy, S.K. 1960. Interaction between rice varieties. J. Genet. 57: 137-152.
  107. Saeki, T. 1960. Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. Bot. Mag. Tokyo 73: 55-53.
  108. Saini, S.S. and I. Kumar 1978. Variability in daily grain production per hectare in rice. International Rice Research Newsletter 3:2-3.
  109. 斎藤邦行・下田博之・石原 邦 1986. 水稻個体群の乾物生産特性の品種間比較 その1 乾物生産と受光態勢との関係. 日作紀 55(別号1):146-147.
  110. ———— 1986. ———— その2 穂への乾物の蓄積と収穫指数との関係. 日本作物学会紀事 55(別号1):148-149.
  111. ———— · 石原 邦 1987. 水稻葉身の光合成速度におよぼす飽差の影響- 光利用効率, CO<sub>2</sub>利用効率に着目して-. 日本作物学会紀事 56(2):163-170.
  112. ———— · ———— · 加藤 栄 1989. 水稻止葉の老化過程における光合成速度, 葉内成分の変化 - 日本晴, 密陽23号, 南京11号との比較 -. 日本作物学会紀事 58(別号1):120-121.
  113. Sakai, K.I. 1961. Competitive ability in plants: Its inheritance and some related problems. Symp. Soc. Exptl. Biol. 15: 245-263.
  114. Sano, Y., R. Sano and H. Motishima 1984. Neighbour effects between two co-occurring rice species, Oryza Sativa L. and O. Glaberrima Steud. J. Applied Ecol. 21: 245-254.
  115. ———— and H. Morishima 1985. Variations of competitive ability in wild rice strains. Science .
  116. 佐々木治人・石井龍一・玖村敦彦 1986. 水稻個葉光合成の品種間差に関する研究 第1報 個葉光合成速度の生育時期別比較. 日本作物学会紀事 55(別号2):83-84.
  117. 関山 太・重永昌二 1980. 京大農場における直播水稻の形質特性. V 窒素施肥と形質との関係. 近畿作育会報 26: 40-43.
  118. ———— · ———— 1981. ———— , VI 栽植密度と形質との関係. 近畿作育会報 26: 15-20.
  119. ———— · ———— 1981. 京大農場における直播水稻の形質特性 VII 乾田直播栽培適品種の選定法. 近畿作育会報 26: 21-30.
  120. ———— · ———— · 山縣弘忠 1983. わが国近代における水稻直播栽培の消長と研究. 近畿作育会報 28: 49-59.
  121. 蔣 才忠・平沢 正・石原 邦 1988. 水稻多収性品種の生理生態的特徴について - アケノホシと日本晴の比較 - 第1報 収量および乾物生産. 日本作物学会紀事 57(1):132-138.
  122. ———— · ———— · ———— 1988. ———— 第2報 個葉光合成速度の相違とその要因. 日本作物学会紀事 57(1):139-145.
  123. 清水 強・関口貞介・盛田英夫・須崎睦雄 1963. 主要作物の収量予測に関する



- 研究. IX 水稻の直播栽培と移植栽培における生育相. 収量成立過程の比較. 日作紀 32: 128-131.
124. TAKAMI, S. and T. KUMASHIRO 1982. Response of crop photosynthesis of rice to climatic conditions as affected by the canopy architecture. JARQ 15(4): 227-230.
125. 武田友四郎 1971. (2) 多収理論. 戸荏義次監修 作物の光合成と物質生産. 養賢堂, 東京. 385-391.
126. ————・片山勝之・宋 祥甫・梶 和一 1986. 窒素に関する日本型及びインド型水稻の形態的, 生理的反応. 第2報 草型の特性からみた品種間差. 日本作物学会紀事 56(別号1): 152-153.
127. 田中耕司・仙田太洋・渡辺忠世 1981. 混作の様式と技術に関する栽培学的研究. 第3報 トウモロコシとダイズの混作群落におけるLERと太陽エネルギー利用率. 日作紀 50(別号2): 57-58.
128. 田中孝幸・松島省三・古城斎一・新田英雄 1969. 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究 第90報 稲群落の姿勢と光-同化曲線との関係. 日作紀 38: 287-293.
129. TANAKA, T. 1976. Regulation of plant type and carbon assimilation of rice. JARQ 10: 161-167.
130. 谷山鉄郎・S. V. スバイヤ・M. L. ナラシマ・ラオ・池田勝彦 1988. 熱帯地域における稲作およびその生理生態学的研究 第3報 簡易光合成測定法によるインド栽培水稻の光合成速度. 日本作物学会紀事 57(1): 184-190.
131. TRENBATH, B.R. and J.F. ANGUS 1975. Leaf inclination and crop production. Field Crop Abstracts 28: 231-293.
132. 津野幸人 1970. イネの科学 多収技術の見方考え方. 農山漁村文化協会, 37-39.
133. ———— 1970. 3. 時期別の群落光合成低下の原因. イネの科学. 農山漁村文化協会, 東京. 88-91.
134. ———— 1976. イネ作多収穫論 II 多収イネにおける物質生産論. 3. 乾物生産速度の落差 (1) 前半の落差とその収量形成における意義. 農業技術大系 作物編2 イネ・基本技術編. 農山漁村文化協会, 東京. 77-79.
135. 角田重三郎 1975. 草型育種 —モデルと実際—. 育種学最近の進歩 15: 21-28.
136. ———— 1975. 多収性への科学的接近. 総合討論. 育種学最近の進歩 15: 53.
137. ———— 1978. 表現型選抜の限界と有効性. 育種学最近の進歩 19: 124-126.
138. TSUNODA, S. 1984. Adjustment of photosynthetic structures in three steps

- of rice evolution. Biology of rice, S. Tsunoda and N. Takahashi, eds., Japan Sci. Soc. Press, Tokyo / Elsevier, Amsterdam. 89-115.
139. 土屋英男・黒岩澄雄 1982. 水稻の葉層構造と収量との関係. —草型の異なる2品種の葉身の傾きを変えた場合—. 日作紀 51(別号2): 25-26.
140. 宇田川武俊・伊藤綾子・内嶋善兵衛 1974. 作物群落の計量植物学的研究. 第4報 水稻群落の光合成の構成について. 日作紀 43: 196-206.
141. ———— 1980. 作物個体群の葉群構造とそのモデル化. 農技研報 D 31: 127-202.
142. 上村幸正・宮坂昭・森谷睦夫 1971. 連年の乾田直播が水稻収量を低下させる原因について. 第1報 生育・収量および土壌中チッソの動態に及ぼす直播連続の影響. 日作紀 40: 449-454.
143. 鷲尾 養 1976. 直播栽培 II 乾田直播栽培. 農業技術大系2. 農山漁村文化協会, 東京. 341-372.
144. YAMAGISHI, H., H. MORISHIMA and H.I. OKA 1979. Analysis of genetic variations in plant type of rice, VII. Growth curve characteristics and neighbor effects in six rice cultivars of different origin. SABRAO J. 11(2): 87-100.
145. 山川 寛 1976. 日本型および印度型水稻の生育に伴う外圍環境の変化について. 熱帯農業 20: 69-76.
146. 山根国男・越生博次・小谷倫三・野村 正 1969. 水稻の乾田散播栽培. 農業技術 24: 367-369.
147. ————・—————・—————・————— 1969. ————— (2). 農業技術 24: 415-417.
148. 柳沢宗男・色部昭夫・飯田周治・山崎欣多 1967. 乾田直播の時期別施用窒素の効率について. 土肥誌 38: 37-42.
149. ———— 1969. 乾田直播における窒素の時期別施用法. 農及園 44: 941-944.
150. 柳守仁 1977. 水稻株型問題討論. 遺伝学報 4: 109-116.
151. 横尾政雄 1974. 作物の病害防除のための多系品種. 育種 24(2): 104-111.
152. 吉田重治 1976. 混作条件としての種の特徴. 草地の生態と生産技術. 養賢堂, 東京. 130-138.
153. ———— 1976. 混作の生産量. —————. 養賢堂, 東京. 138-147.
154. YOSHIDA, S. 1977. Physiological consequences of altering plant type and maturity. International Rice Commission Newsletter 26: 5-16.



155. YUAN, H<sub>SO</sub>-F<sub>RENG</sub> and Y<sub>ANN</sub>-S<sub>HEE</sub> C<sub>ANG</sub> 1978. Effect of available silicon in paddy soil on the growth of rice plants. Bot. Bull. Academia Sinica 19:125-138.
156. 顏振德 1981. 杂交水稻高产群体的干物质生产与分配的研究 作物学报 7:11-18.
157. 全国米穀配給協会編 1976. 稲の品種改良. 不二出版, 東京. 201-205.

附 登熟期の水稲群落において光合成が最大および最小となるときの葉傾角を決定するモデル (プログラミング言語フォートラン 77 による)

```

***** <PROGRAM FOR VECTOR PROCESSOR> *****
**
  IMPLICIT REAL*8 (A-Z)
**
  INTEGER NDM01,NDM02,I1,I2,C,S1,Q1,U,UU,UUU,HHH
  CHARACTER*256 BBB,CCC,DDD,EEE,GGG
**
  COMMON /GRP1/LN,L,AN,A,II,PP,AD,KT,I,FA,RA,KL,MX,NX,PSAN,SAN
  COMMON /GRP1/GB,SR,Q,GA,PTT,MXSM,U,UU,MT,NT
  COMMON /GRP2/ZZ,ZD
  COMMON /GRP3/NOS
**
  DIMENSION LN(0:10),L(0:10),AN(0:10),A(0:10),II(0:151),PP(0:151),
    AD(0:151),KT(0:151),I(0:10),FA(0:151,0:6),RA(0:6),KL(0:6)
  DIMENSION PSAN(0:6,0:91),SAN(0:6,0:91)
  DIMENSION ZZ(0:151),ZD(0:11)
  DIMENSION ZAD(0:11),YAD(0:11),ZLD(0:11),YLD(0:11)
  DIMENSION MI(0:151),XP(0:151),XXP(0:151),XW(0:151),XFA(0:151,0:6)
  DIMENSION NI(0:151),NP(0:151),NXP(0:151),NW(0:151),NFA(0:151,0:6)
  DIMENSION XAD(0:151),XKT(0:151),XFD(0:151),XFT(0:151)
  DIMENSION NAD(0:151),NKT(0:151),NFD(0:151),NFT(0:151)
  DIMENSION MX(0:10),MY(0:10),NX(0:10),ZFD(0:10),YFD(0:10)
  DIMENSION ZFA(0:11,0:6),YFA(0:11,0:6),ZFT(0:10),YFT(0:10)
  DIMENSION ZP(0:11),MMX(0:10),NNX(0:10)
  DIMENSION YP(0:11),ZKT(0:11),YKT(0:11),YB(0:11),YC(0:11),ZI(0:11)
  DIMENSION YI(0:11),ZXP(0:11),YXP(0:11),ZW(0:12),YW(0:12)
**
  *** SYOKICHI SETTEI (INPUT VALUE) ***
  GA=0.0D0
  GB=0.0D0
  Q=0.0D0
  MXI=0.0D0
  SR=0.0D0
  SS=0.0D0
  NOS=0.0D0
  DO 70510 NDM01=0,6
    RA(NDM01)=0.0D0
70510 CONTINUE
  DO 70520 NDM01=0,10
    L(NDM01)=0.0D0
    A(NDM01)=0.0D0
    LN(NDM01)=0.0D0
70520 CONTINUE
  DDD=' '
**
*****
**
  PROGRAM NAME [LEAF-AA]
  DDD='LEAF-AA'
**
  WRITE(6,*) 'P-P0 CURVE <P=BI/(1+AI)> : A(M2/W) LEAF-1~LEAF-5 ?'
  READ(5,*) GA
  WRITE(6,*) 'P-P0 CURVE <P=BI/(1+AI)> : B(MGC02/J) LEAF-1 ?'
  READ(5,*) GB
81 WRITE(6,*) 'RELATIVE A BALUE OF LEAF-2 (LEAF-1=1) <0-1> ?'
  READ(5,*) RA(2)
  IF(RA(2).LT.0 .OR. RA(2).GT.1) THEN
    GO TO 94
  ELSE
    GO TO 93
  END IF
94 WRITE(6,*) 'INPUT AGAIN <0-1> ]]'
  GO TO 81
93 DO 103 I1=3,5
91 WRITE(6,101) I1
101 FORMAT('          LEAF-',I1,'          <0-1> ?')
  READ(5,*) RA(INT(I1))
  IF(RA(INT(I1)).LT.0 .OR. RA(INT(I1)).GT.1) THEN
    GO TO 114
  ELSE

```



```

GO TO 103
END IF
114 WRITE(6,*) 'INPUT AGAIN <0-1> ]]'
GO TO 91
103 CONTINUE
WRITE(6,*) 'EAR LENGTH(CM) ?'
READ(5,*) L(0)
130 WRITE(6,*) 'LIGHT PENETRATION :: EAR <0-1< ?'
READ(5,*) Q
IF(Q.GT.1 .OR. Q.LT.0) THEN
GO TO 150
ELSE
GO TO 160
END IF
150 WRITE(6,*) 'INPUT AGAIN <0-1> '
GO TO 130
160 WRITE(6,*) 'MAXIMUM NATURAL LIGHT INTENSITY (W/M2) ?'
READ(5,*) MXI
WRITE(6,*)
WRITE(6,*) 'HEIGHT OF BASE OF EAR(CM) ?'
READ(5,*) LN(0)
180 WRITE(6,*) 'HEIGHT OF BASE OF LEAF(CM)..LEAF-1 ?'
READ(5,*) LN(1)
DO 230 I1=2,5
WRITE(6,235) I1
235 FORMAT(' ', I1, ' ', I1, ' ?')
READ(5,*) LN(INT(I1))
IF(LN(INT(I1-1)).LT.LN(INT(I1))) THEN
GO TO 220
ELSE
GO TO 230
END IF
220 WRITE(6,*) 'MISTAKE LEAF(I)<LEAF(I+1) ] INPUT AGAIN'
GO TO 180
230 CONTINUE
WRITE(6,*)
WRITE(6,*) 'LEAF LENGTH(CM).....LEAF-1 ?'
READ(5,*) L(1)
DO 70000 I1=2,5
WRITE(6,245) I1
245 FORMAT(' ', I1, ' ', I1, ' ?')
READ(5,*) L(INT(I1))
70000 CONTINUE
WRITE(6,*)
WRITE(6,*) 'LAI.....LEAF-1 ?'
READ(5,*) A(1)
DO 70010 I1=2,5
WRITE(6,255) I1
255 FORMAT(' ', I1, ' ', I1, ' ?')
READ(5,*) A(INT(I1))
70010 CONTINUE
WRITE(6,*)
WRITE(6,*) 'TIME OF SUNRISE(0-11 OCLOCK)...?'
READ(5,*) SR
IF(SR.GT.11.000 .OR. SR.LT.0.000) THEN
GO TO 315
ELSE
GO TO 320
END IF
315 WRITE(6,*) 'INPUT ASGAIN <0-11 OCLOCK> '
GO TO 310
320 WRITE(6,*) 'TIME OF SUNSET(12-23 OCLOCK)...?'
READ(5,*) SS
IF(SS.LT.12.000 .OR. SS.GT.23.000) THEN
GO TO 325
ELSE
GO TO 327
END IF
325 WRITE(6,*) 'INPUT AGAIN <12-23 OCLOCK> '
GO TO 320
327 WRITE(6,*) 'MINIMUM DIVISION OF LEAF ANGLE (DEGREE) 6'
330 WRITE(6,*) 'NO OF STRATA(10-150).....?'
READ(5,*) NOS
IF(NOS.LT.10.000 .OR. NOS.GT.150.000) THEN
GO TO 350
ELSE
GO TO 360
END IF
350 WRITE(6,*) 'INPUT AGAIN <10-150> '

```

```

GO TO 330
*** SYOKICHI SETTEI (CREATE VALUE) ***
360 HHH=-3
4 I1=0
I2=0
PQ=0
PO=0
C=0
Q1=0
S1=0
U=0
UU=0
UUU=0
MT=0.000
NT=10000.000
QQ=0.000
J=0.000
N=0.000
MXSM=0.000
XMXSM=0.000
NMXSM=0.000
D=0.000
HL=0.000
HH=0.000
G=0.000
PTT=0.000
TT=0.000
EE=0.000
FFF=0.000
MXZXP=0.000
MXYXP=0.000
BBB=' '
CCC=' '
EEE=' '
GGG=' '
DO 70365 NDM01=0,151
II(NDM01)=0.000
PP(NDM01)=0.000
ZZ(NDM01)=0.000
XFD(NDM01)=0.000
XFT(NDM01)=0.000
NFD(NDM01)=0.000
NFT(NDM01)=0.000
AD(NDM01)=0.000
KT(NDM01)=0.000
MI(NDM01)=0.000
NI(NDM01)=0.000
XP(NDM01)=0.000
NP(NDM01)=0.000
XXP(NDM01)=0.000
NXP(NDM01)=0.000
XW(NDM01)=0.000
NW(NDM01)=0.000
XAD(NDM01)=0.000
NAD(NDM01)=0.000
XKT(NDM01)=0.000
NKT(NDM01)=0.000
DO 70455 NDM02=0,6
FA(NDM01,NDM02)=0.000
XFA(NDM01,NDM02)=0.000
NFA(NDM01,NDM02)=0.000
70455 CONTINUE
70365 CONTINUE
DO 70515 NDM01=0,6
KL(NDM01)=0.000
DO 70515 NDM02=0,91
PSAN(NDM01,NDM02)=0.000
SAN(NDM01,NDM02)=0.000
70515 CONTINUE
DO 70525 NDM01=0,10
I(NDM01)=0.000
ZFD(NDM01)=0.000
ZFT(NDM01)=0.000
YFD(NDM01)=0.000
YFT(NDM01)=0.000
AN(NDM01)=0.000
MX(NDM01)=0.000
NX(NDM01)=0.000

```



```

      MMX(NDM01)=0.0D0
      NNX(NDM01)=0.0D0
      MY(NDM01)=0.0D0
70525 CONTINUE
      DO 70615 NDM01=0,11
      ZD(NDM01)=0.0D0
      ZAD(NDM01)=0.0D0
      ZP(NDM01)=0.0D0
      YAD(NDM01)=0.0D0
      ZLD(NDM01)=0.0D0
      YLD(NDM01)=0.0D0
      YP(NDM01)=0.0D0
      ZKT(NDM01)=0.0D0
      YKT(NDM01)=0.0D0
      YB(NDM01)=0.0D0
      YC(NDM01)=0.0D0
      ZI(NDM01)=0.0D0
      YI(NDM01)=0.0D0
      ZXP(NDM01)=0.0D0
      YXP(NDM01)=0.0D0
      DO 70625 NDM02=0,6
      ZFA(NDM01,NDM02)=0.0D0
      YFA(NDM01,NDM02)=0.0D0
70625 CONTINUE
70615 CONTINUE
      DO 70635 NDM01=0,12
      ZW(NDM01)=0.0D0
      YW(NDM01)=0.0D0
70635 CONTINUE
"*****
"----- <START OF CALCULATION> -----
"
      IF(HHH) 1,2,3
" *****
      1 GA=0.0025D0
      RA(1)=1.0D0
      RA(2)=0.9D0
      RA(3)=0.75D0
      RA(4)=0.55D0
      RA(5)=0.3D0
      GO TO 7
      2 GA=0.005D0
      RA(1)=1.0D0
      RA(2)=0.95D0
      RA(3)=0.9D0
      RA(4)=0.85D0
      RA(5)=0.8D0
      SR=8.0D0
      SS=16.0D0
      GO TO 7
" *****
      3 WRITE(6,*) '      ? ? ? HHH<0 ? ? ? '
      GO TO 6
"
"      - - - - - <CHARACTERS OF EAR> - - - - -
"
      7 AN(0)=90.0D0
      KL(0)=0.3D0
      A(0)=-DLOG(Q)/KL(0)
      RA(0)=0.0D0
      RA(1)=1.0D0
      SAN(0,90)=A(0)/L(0)
"      - - - - - <AVERAGE LIGHT INTENSITY AT TOP OF CROP> - - - - -
      II(0)=0.0D0
      DO 530 C=INT(SR),11
      I(C)=MXI+DSIN(3.1415926535D0*(DBLE(C)+0.5D0-SR)/(SS-SR))
      II(0)=II(0)+I(C)
530 CONTINUE
      II(0)=II(0)/(12.0D0-SR)
"
      DO 501 C=1,5
      DO 501 S1=1,15
      PSAN(C,6*S1-3)=DSIN(DBLE(6*S1-3)*1.7453292519D-2)
      SAN(C,6*S1-3)=A(C)/L(C)/PSAN(C,6*S1-3)
501 CONTINUE
      DO 510 C=0,5
      SAN(C,0)=0.0D0
510 CONTINUE
"

```

```

      DO 1730 Q1=0.759374
      DO 732 C=1,5
      AN(C)=DBLE(INT(MOD(Q1,15**((6-C))/15**((5-C)))*6.0D0+3.0D0)
732 CONTINUE
"
      CALL CAL
1730 CONTINUE
      DO 1112 C=1,5
      MMX(C)=MX(C)
      NNX(C)=NX(C)
1112 CONTINUE
" - - - - - <DATA IN CASE OF MAX. AND MIN. PHOTOSYNTHESIS> - - - - -
      UU=30
      MT=0.0D0
      DO 3501 C=1,5
      DO 3501 S1=0,6
      JJJ=INT(MMX(C))+S1-3
      PSAN(C,JJJ)=DSIN(DBLE(JJJ)*1.7453292519D-2)
      IF(JJJ.EQ.0) THEN
      SAN(C,JJJ)=0.0D0
      ELSE
      SAN(C,JJJ)=A(C)/L(C)/PSAN(C,JJJ)
      END IF
3501 CONTINUE
      DO 1733 Q1=0,16806
      DO 733 C=1,5
      AN(C)=DBLE(INT(MOD(Q1,7**((6-C))/7**((5-C)))+MMX(C)-3.0D0)
733 CONTINUE
      CALL CAL
1733 CONTINUE
"
      UU=50
      NT=10000.0D0
      DO 502 C=1,5
      DO 502 S1=0,6
      JJJJ=INT(NNX(C))+S1-3
      PSAN(C,JJJJ)=DSIN(DBLE(JJJJ)*1.7453292519D-2)
      IF(JJJJ.EQ.0) THEN
      SAN(C,JJJJ)=0.0D0
      ELSE
      SAN(C,JJJJ)=A(C)/L(C)/PSAN(C,JJJJ)
      END IF
502 CONTINUE
      DO 11733 Q1=0,16806
      DO 7733 C=1,5
      AN(C)=DBLE(INT(MOD(Q1,7**((6-C))/7**((5-C)))+NNX(C)-3.0D0)
7733 CONTINUE
      CALL CAL
11733 CONTINUE
      DO 6000 C=1,5
      AN(C)=MX(C)
6000 CONTINUE
      U=3
      CALL CAL
      MXSM=MXSM
      MI(0)=II(0)
      DO 70110 I1=1,INT(NOS)
      MI(I1)=II(I1)
      XP(I1)=PP(I1)
      XAD(I1)=AD(I1)
      XKT(I1)=KT(I1)
      XFD(I1)=0.0D0
      IF(XAD(I1).EQ.FA(I1,0)) THEN
      XFT(I1)=XKT(I1)
      ELSE
      XFT(I1)=(XKT(I1)*XAD(I1)-KL(0)*FA(I1,0))/(XAD(I1)-FA(I1,0))
      END IF
      DO 70120 C=0,5
      XFA(I1,C)=FA(I1,C)
      XFD(I1)=XFD(I1)+FA(I1,C)
70120 CONTINUE
70110 CONTINUE
      DO 6010 C=1,5
      AN(C)=NX(C)
6010 CONTINUE
      CALL CAL
      NMXSM=MXSM
      NI(0)=II(0)
      DO 70115 I1=1,INT(NOS)

```



```

NI(I1)=II(I1)
NP(I1)=PP(I1)
NAD(I1)=AD(I1)
NKT(I1)=KT(I1)
NFD(I1)=0.0D0
IF(NAD(I1).EQ.FA(I1,0)) THEN
  NFT(I1)=NKT(I1)
ELSE
  NFT(I1)=(NKT(I1)*NAD(I1)-KL(0)*FA(I1,0))/(NAD(I1)-FA(I1,0))
END IF
DO 70125 C=0,5
  NFA(I1,C)=FA(I1,C)
  NFD(I1)=NFD(I1)+FA(I1,C)
70125 CONTINUE
70115 CONTINUE
" - - - - - <CONVERSION OF NOS STRATA TO 10 STRATA> - - - - -
DO 30100 S1=0,5
  DO 30200 I1=1,INT(NOS)
    ZZ(I1)=XFA(I1,S1)
30200 CONTINUE
  CALL CONV
  DO 30300 I2=1,10
    ZFA(I2,S1)=ZD(I2)
30300 CONTINUE
  DO 30210 I1=1,INT(NOS)
    ZZ(I1)=NFA(I1,S1)
30210 CONTINUE
  CALL CONV
  DO 30310 I2=1,10
    YFA(I2,S1)=ZD(I2)
30310 CONTINUE
30100 CONTINUE
  DO 31200 I1=1,INT(NOS)
    ZZ(I1)=XAD(I1)
31200 CONTINUE
  CALL CONV
  DO 31300 I2=1,10
    ZAD(I2)=ZD(I2)
31300 CONTINUE
  DO 32200 I1=1,INT(NOS)
    ZZ(I1)=XP(I1)
32200 CONTINUE
  CALL CONV
  DO 32300 I2=1,10
    ZP(I2)=ZD(I2)
32300 CONTINUE
  DO 33200 I1=1,INT(NOS)
    ZZ(I1)=NAD(I1)
33200 CONTINUE
  CALL CONV
  DO 33300 I2=1,10
    YAD(I2)=ZD(I2)
33300 CONTINUE
  DO 34200 I1=1,INT(NOS)
    ZZ(I1)=NP(I1)
34200 CONTINUE
  CALL CONV
  DO 34300 I2=1,10
    YP(I2)=ZD(I2)
34300 CONTINUE
  DO 34250 I1=1,INT(NOS)
    ZZ(I1)=XFD(I1)
34250 CONTINUE
  CALL CONV
  DO 34350 I2=1,10
    ZFD(I2)=ZD(I2)
34350 CONTINUE
  DO 34270 I1=1,INT(NOS)
    ZZ(I1)=NFD(I1)
34270 CONTINUE
  CALL CONV
  DO 34370 I2=1,10
    YFD(I2)=ZD(I2)
34370 CONTINUE
  DO 35200 I1=1,INT(NOS)
    ZZ(I1)=XKT(I1)*XAD(I1)
35200 CONTINUE
  CALL CONV

```

```

DO 35300 I2=1,10
  IF(ZAD(I2).LT.1.0D-5) THEN
    ZKT(I2)=0.0D0
  ELSE
    ZKT(I2)=ZD(I2)/ZAD(I2)
  END IF
35300 CONTINUE
  DO 36200 I1=1,INT(NOS)
    ZZ(I1)=NKT(I1)*NAD(I1)
36200 CONTINUE
  CALL CONV
  DO 36300 I2=1,10
    IF(YAD(I2).LT.1.0D-5) THEN
      YKT(I2)=0.0D0
    ELSE
      YKT(I2)=ZD(I2)/YAD(I2)
    END IF
36300 CONTINUE
  DO 34400 I1=1,INT(NOS)
    ZZ(I1)=XFT(I1)*(XAD(I1)-XFA(I1,0))
34400 CONTINUE
  CALL CONV
  DO 34410 I2=1,10
    IF((ZAD(I2)-ZFA(I2,0)).LT.1.0D-5) THEN
      ZFT(I2)=0.0D0
    ELSE
      ZFT(I2)=ZD(I2)/(ZAD(I2)-ZFA(I2,0))
    END IF
34410 CONTINUE
  DO 34450 I1=1,INT(NOS)
    ZZ(I1)=NFT(I1)*(NAD(I1)-NFA(I1,0))
34450 CONTINUE
  CALL CONV
  DO 34470 I2=1,10
    IF((YAD(I2)-YFA(I2,0)).LT.1.0D-5) THEN
      YFT(I2)=0.0D0
    ELSE
      YFT(I2)=ZD(I2)/(YAD(I2)-YFA(I2,0))
    END IF
34470 CONTINUE
  ZI(0)=II(0)
  YI(0)=II(0)
  ZI(10)=MI(INT(NOS))
  YI(10)=NI(INT(NOS))
  DO 37200 I1=1,9
    YB(I1)=NOS*DBLE(I1)/10.0D0
    YC(I1)=INT(YB(I1))
    ZI(I1)=DEXP((1.0D0-YB(I1)+YC(I1))*DLOG(MI(YC(I1)))+(YB(I1)-YC(I1)-
      ))*DLOG(MI(YC(I1)+1)))
    YI(I1)=DEXP((1.0D0-YB(I1)+YC(I1))*DLOG(NI(YC(I1)))+(YB(I1)-YC(I1)-
      ))*DLOG(NI(YC(I1)+1)))
37200 CONTINUE
" ----- PRINT OUT -----
"
  WRITE(6,*)
  WRITE(6,*)
  WRITE(6,*)
  IF(HHH) 11,12,3
  11 WRITE(6,83) DDD
  83 FORMAT(' < PROGRAM NAME ',A8,'> 1ST CALCULATION')
  GO TO 87
  12 WRITE(6,85) DDD
  85 FORMAT(' < PROGRAM NAME ',A8,'> 2ND CALCULATION')
  87 WRITE(6,*)
  WRITE(6,*) '***** INPUT VALUE *****'
**
*****
  WRITE(6,*)
  WRITE(6,*)
  WRITE(6,*)
  WRITE(6,*) ' -----'
  WRITE(6,*) ' LEAF-1 LEAF-2-
  LEAF-3 LEAF-4 LEAF-5 '
  WRITE(6,*) ' -----'
  WRITE(6,115) GA,GA*RA(2),GA*RA(3),GA*RA(4),GA*RA(5)
  115 FORMAT(' P-P0 CURVE [P=BI/(1+AI)]:A ',5F8.3,'M2/W')

```



\*\*\*

• —



```

      GO TO 42220
      ELSE IF((ZW(I1).LE.LN(0)) .OR. (ZW(I1+1).GE.(LN(0)+L(0)))) THEN
      GO TO 42230
      ELSE
      GO TO 42235
      END IF
42210 EEE='EXIST'
      GO TO 42240
42220 EEE='PTLY'
      GO TO 42240
42230 EEE=' '
      GO TO 42240
42235 EEE='ERROR'
      GO TO 42240
42240 IF(UUU.NE.3) GO TO 5520
      DO 42239 C=0,5
      ZFA(I1,C)=ZFA(I1,C)/SSSS*100.000
42239 CONTINUE
      ZLD(I1)=ZLD(I1)/SSS*100.000
      ZAD(I1)=ZAD(I1)/SSSS*100.000
5520 WRITE(6,225) I1,ZW(I1),EEE,ZFA(I1,0),ZFA(I1,1),ZFA(I1,2), -
      ZFA(I1,3),ZFA(I1,4),ZFA(I1,5),ZLD(I1),ZAD(I1)
41315 CONTINUE
      WRITE(6,*) '-----'
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*) '-----'
      WRITE(6,*) ' LEAF LIGHT K-VALUE LEAF -
      PHOTOSYNTHESIS '
      WRITE(6,*) ' STRATUM INTENSITY - - - - - (MGC02/100 -
      -
      (MGC02/100 '
      WRITE(6,*) ' NUMBER (W/M^2) LEAF LEAF+EAR CM^2LAND/DAY-
      ) -
      CM^2LA/DAY)'
      WRITE(6,*) '-----'
      IF(UUU.EQ.3) THEN
      WRITE(6,45265) 100.00
      ELSE
      WRITE(6,45265) II(0)
      END IF
45265 FORMAT(14X,F5.1)
      DO 45470 C=1,10
      IF(ZAD(C).EQ. 0.000) THEN
      ZFT(C)=0.000
      ZKT(C)=0.000
      ZP(C)=0.000
      ZXP(C)=0.000
      ELSE IF(ZAD(C).EQ. ZFA(C,0)) THEN
      ZFT(C)=0.000
      ZP(C)=0.000
      ZXP(C)=0.000
      ELSE
      ZXP(C)=ZP(C)/(ZAD(C)-ZFA(C,0))
      END IF
45470 CONTINUE
      ZP=0.000
      DO 42577 I2=1,10
      ZP=ZP+ZP(I2)
42577 CONTINUE
      MXZXP=DMAX1(ZXP(1),ZXP(2),ZXP(3),ZXP(4),ZXP(5),ZXP(6),ZXP(7))
      DO 45473 C=1,10
      IF(UUU.NE.3) GO TO 5530
      ZP(C)=ZP(C)/ZXP*100.000
      ZXP(C)=ZXP(C)/MXZXP*100.000
      ZI(C)=ZI(C)/II(0)*100.000
5530 WRITE(6,45275) C,ZI(C),ZFT(C),ZKT(C),ZP(C),ZXP(C)
45275 FORMAT(3X,I3,8X,F5.1,4X,2F6.3,9X,F6.2,10X,F6.2)
45473 CONTINUE
      WRITE(6,*) '-----'
      IF(UUU.EQ.3) GO TO 5540
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)

```

```

      WRITE(6,*) '----- <PERCENTAGE> -----'
      - - - - -
      UUU=3
      GO TO 5500
5540 WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*) '-----'
      WRITE(6,*) ' IDEAL LEAF ANGLE (DEGREE) '
      DO 70260 S1=1,5
      WRITE(6,285) S1,INT(MX(S1))
      285 FORMAT(27X,'LEAF-',I1,2X,I5)
70260 CONTINUE
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,295) MT
      295 FORMAT(' MAXIMUM PHOTOSYNTHESIS RATE',4X,F6.1,'MGC02/100CM^2-
      DAY')
      WRITE(6,*) '-----'
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*) '*****'
      -
      *****
      UUU=0
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*) ' **** <WORST FORIAGE TYPE> ****'
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*) '-----'
      WRITE(6,*) ' LEAF UPPER OF EXIST LAI'
      WRITE(6,*) 'STRATUM STRATUM OF - - - - -'
      - - - - -
      WRITE(6,*) 'NUMBER (CM) EAR EAR LEAF-1 LEAF-2 LEAF-3 LEAF-
      -
      4 LEAF-5 LEAF LEAF+EAR'
      WRITE(6,*) '-----'
      DO 51310 I1=1,INT(NOS)+1
      NW(I1)=NMXSM/NOS*(NOS+1.000-DBLE(I1))
51310 CONTINUE
      DO 1315 I1=1,INT(NOS)
      IF(((LN(0)+L(0)) .GE. NW(I1)) .AND. (NW(I1+1) .GE. LN(0))) THEN
      GO TO 2200
      ELSE IF(((NW(I1) .GT. (LN(0)+L(0))) .AND. (NW(I1+1) .LT. -
      (LN(0)+L(0)))) .OR. ((NW(I1) .GT. LN(0)) .AND. (NW(I1+1) -
      .LT. LN(0)))) THEN
      GO TO 2205
      ELSE IF((NW(I1).LE.LN(0)) .OR. (NW(I1+1).GE.(LN(0)+L(0)))) THEN
      GO TO 2215
      ELSE
      GO TO 2225
      END IF
2200 CCC='EXIST'
      GO TO 1227
2205 CCC='PTLY'
      GO TO 1227
2215 CCC=' '
      GO TO 1227
2225 CCC='ERROR'
      GO TO 1227
1227 WRITE(6,225) I1,NW(I1),CCC,NFA(I1,0),NFA(I1,1),NFA(I1,2), -
      NFA(I1,3),NFA(I1,4),NFA(I1,5),NAD(I1)-NFA(I1,0),NAD(I-
      1)
1315 CONTINUE
      WRITE(6,*) '-----'
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)

```



```

WRITE(6,*)
WRITE(6,*)
WRITE(6,*)
WRITE(6,*) '-----'
WRITE(6,*) ' LEAF LIGHT K-VALUE LEAF P-
H-
OTOSYNTHESIS '
WRITE(6,*) ' STRATUM INTENSITY - - - - - (MGC02/100 -
-
(MGC02/100 '
WRITE(6,*) ' NUMBER (W/M^2) LEAF LEAF+EAR CM^2LAND/DAY-
) CM^2LA/DAY'
WRITE(6,*) '-----'
WRITE(6,267) II(0)
267 FORMAT(14X,F5.1)
DO 1475 I1=1,INT(NOS)
IF(NAD(I1).EQ. 0.0D0) THEN
NFT(I1)=0.0D0
NKT(I1)=0.0D0
NP(I1)=0.0D0
NXP(I1)=0.0D0
ELSE IF(NAD(I1).EQ. NFA(I1,0)) THEN
NFT(I1)=0.0D0
NP(I1)=0.0D0
NXP(I1)=0.0D0
ELSE
NXP(I1)=NP(I1)/(NAD(I1)-NFA(I1,0))
END IF
WRITE(6,277) I1,NI(I1),NFT(I1),NKT(I1),NP(I1),NXP(I1)
277 FORMAT(3X,I3,8X,F5.1,4X,2F6.3,9X,F6.2,10X,F6.2)
1475 CONTINUE
WRITE(6,*) '-----'
WRITE(6,*)
WRITE(6,*)
WRITE(6,*)
WRITE(6,*) '----- <CONVERSION INTO 10 STRATA> ----
-----'
5600 WRITE(6,*)
WRITE(6,*)
WRITE(6,*) '-----'
WRITE(6,*) ' LEAF UPPER OF EXIST LAI'
WRITE(6,*) 'STRATUM STRATUM OF - - - - -
---
WRITE(6,*) 'NUMBER (CM) EAR EAR LEAF-1 LEAF-2 LEAF-3 LEAF-
--
4 LEAF-5 LEAF LEAF+EAR'
WRITE(6,*) '-----'
DO 52310 I1=1,11
YW(I1)=NMXSM/10.0D0*(11.0D0-DBLE(I1))
52310 CONTINUE
DO 52315 I1=1,10
YLD(I1)=YAD(I1)-YFA(I1,0)
IF(((LN(0)+L(0)).GE. YW(I1)).AND. (YW(I1+1).GE. LN(0))) THEN
GO TO 52210
ELSE IF(((YW(I1).GT. (LN(0)+L(0))).AND. (YW(I1+1).LT. -
(LN(0)+L(0))).OR. ((YW(I1).GT. LN(0)).AND. (YW(I1+1) -
.LT. LN(0)))) THEN
GO TO 52220
ELSE IF((YW(I1).LE. LN(0)).OR. (YW(I1+1).GE. (LN(0)+L(0)))) THEN
GO TO 52230
ELSE
GO TO 52235
END IF
52210 GGG='EXIST'
GO TO 52240
52220 GGG='PTLY '
GO TO 52240
52230 GGG=' '
GO TO 52240
52235 GGG='ERROR'
GO TO 52240
52240 IF (UUU.NE.3) GO TO 5620

```

```

DO 52239 C=0,5
YFA(I1,C)=YFA(I1,C)/SSSS*100.0D0
52239 CONTINUE
YLD(I1)=YLD(I1)/SSSS*100.0D0
YAD(I1)=YAD(I1)/SSSS*100.0D0
5620 WRITE(6,225) I1,YW(I1),GGG,YFA(I1,0),YFA(I1,1),YFA(I1,2), -
YFA(I1,3),YFA(I1,4),YFA(I1,5),YLD(I1),YAD(I1)
52315 CONTINUE
WRITE(6,*) '-----'
WRITE(6,*)
WRITE(6,*)
WRITE(6,*)
WRITE(6,*) '-----'
WRITE(6,*) ' LEAF LIGHT K-VALUE LEAF P-
H-
OTOSYNTHESIS '
WRITE(6,*) ' STRATUM INTENSITY - - - - - (MGC02/100 -
-
(MGC02/100 '
WRITE(6,*) ' NUMBER (W/M^2) LEAF LEAF+EAR CM^2LAND/DAY-
) CM^2LA/DAY'
WRITE(6,*) '-----'
IF(UUU.EQ.3) THEN
WRITE(6,55265) 100.00
ELSE
WRITE(6,55265) II(0)
END IF
55265 FORMAT(14X,F5.1)
DO 55470 C=1,10
IF(YAD(C).EQ. 0.0D0) THEN
YFT(C)=0.0D0
YKT(C)=0.0D0
YP(C)=0.0D0
YXP(C)=0.0D0
ELSE IF(YAD(C).EQ. YFA(C,0)) THEN
YFT(C)=0.0D0
YP(C)=0.0D0
YXP(C)=0.0D0
ELSE
YXP(C)=YP(C)/(YAD(C)-YFA(C,0))
END IF
55470 CONTINUE
YYP=0.0D0
DO 52577 I2=1,10
YYP=YYP+YP(I2)
52577 CONTINUE
MXYP=DMAX1(YXP(1),YXP(2),YXP(3),YXP(4),YXP(5),YXP(6),YXP(7))
DO 55473 C=1,10
IF(UUU.NE.3) GO TO 5630
YP(C)=YP(C)/YYP*100.0D0
YXP(C)=YXP(C)/MXYP*100.0D0
YI(C)=YI(C)/II(0)*100.0D0
5630 WRITE(6,55275) C,YI(C),YFT(C),YKT(C),YP(C),YXP(C)
55275 FORMAT(3X,I3,8X,F5.1,4X,2F6.3,9X,F6.2,10X,F6.2)
55473 CONTINUE
WRITE(6,*) '-----'
IF(UUU.EQ.3) GO TO 5640
WRITE(6,*)
WRITE(6,*)
WRITE(6,*)
WRITE(6,*) '----- <PERCENTAGE> -----'
UUU=3
GO TO 5600
5640 WRITE(6,*)
WRITE(6,*)
WRITE(6,*)
WRITE(6,*)
WRITE(6,*) '-----'
WRITE(6,*) ' MOST DISADVANTAGEOUS LEAF ANGLE (DEGREE) '
DO 70265 S1=1,5
WRITE(6,287) S1,INT(NX(S1))
287 FORMAT(27X,'LEAF-',I1,2X,I5)

```



```

70265 CONTINUE
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,297) NT
297 FORMAT('      MINIMUM PHOTOSYNTHESIS RATE',4X,F6.1,'MGC02/100CM`2-
DAY')
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*) '-----'
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,303) MT/NT*100.000
303 FORMAT('      MAX P./NIN P. RATIO      ',4X,F6.1,'(%)')
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*) '-----'
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      IF(HHH) 5,6,3
5 HHH=0
      WRITE(6,*) '*****'
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      GO TO 4
6 WRITE(6,*) '***** < END > *****'
      WRITE(6,*)
      WRITE(6,*)
      ***** <END OF MAIN PROGRAM> *****
      STOP
      END
      ***** <SUBROUTINE CAL> *****
      ***** <CALCULATIONS OF PHOTOSYNTHESIS AND LIGHT> *****
      SUBROUTINE CAL
      ***** <TYPE STATEMENT> *****
      IMPLICIT REAL*8 (A-Z)
      INTEGER D,G,N,U,UU,C
      ***** <COMMON AREA AND ARRAY DECLATATOR> *****
      COMMON /GRP1/LN,L,AN,A,II,PP,AD,KT,I,FA,RA,KL,MX,NX,PSAN,SAN
      COMMON /GRP1/GB,SR,Q,GA,PTT,MXSM,U,UU,MT,NT
      COMMON /GRP3/NOS
      DIMENSION LN(0:10),L(0:10),AN(0:10),A(0:10),II(0:151),PP(0:151),
      AD(0:151),KT(0:151),I(0:10),FA(0:151,0:6),RA(0:6),KL(0:-
6)
      DIMENSION PSAN(0:6,0:91),SAN(0:6,0:91)
      DIMENSION MX(0:10),NX(0:10)
      DIMENSION LM(0:6),HL(0:151),HH(0:151)
      DIMENSION TT(0:151),TTT(0:151)
      ***** <CHARACTERS OF EAR> *****
      KL(0)=0.300
      LM(0)=LN(0)+L(0)
      ***** <CHARACTERS OF LEAF AND DEPTH OF STRATA> *****
      MXSM=LM(0)
      DO 10 N=1,5
      LM(N)=LN(N)+L(N)*PSAN(N,INT(AN(N)))
      KL(N)=0.300+0.700/90.000*(90.000-AN(N))
      IF(MXSM.LT.LM(N)) MXSM=LM(N)
10 CONTINUE
      SWIDTH=MXSM/NOS
      IRATE=1.000
      PTT=0.000
      ***** <20: UPPER AND LOWER SURFACE OF STRATUM> *****

```

```

      DO 15 D=1,INT(NOS)
      HL(D)=MXSM-DBLE(D)*SWIDTH
      HH(D)=HL(D)+SWIDTH
      TT(D)=0.000
      AD(D)=0.000
      PP(D)=0.000
15 CONTINUE
      DO 22 D=1,INT(NOS)
      ***** <30: CALCULATION OF PHOTOSYNTHESIS> *****
      DO 30 N=0,5
      ***** <CALCULATION OF LAI IN EACH STRATUM> *****
      IF(HH(D).GT.LM(N)) THEN
      IF(HL(D).GT.LM(N)) THEN
      FA(D,N)=0.000
      ELSE IF(HL(D).GT.LN(N)) THEN
      FA(D,N)=SAN(N,INT(AN(N)))*(LM(N)-HL(D))
      ELSE
      FA(D,N)=A(N)
      END IF
      ELSE IF(HH(D).GT.LN(N)) THEN
      IF(HL(D).GT.LN(N)) THEN
      FA(D,N)=SAN(N,INT(AN(N)))*SWIDTH
      ELSE
      FA(D,N)=SAN(N,INT(AN(N)))*(HH(D)-LN(N))
      END IF
      ELSE
      FA(D,N)=0.000
      END IF
      ***** <ACCUMULATION OF LAI AND K VALUE IN STRATUM> *****
      AD(D)=AD(D)+FA(D,N)
      TT(D)=TT(D)+KL(N)*FA(D,N)
30 CONTINUE
22 CONTINUE
      ***** <PHOTOSYNTHESIS IN STRATUM WITHOUT LEAF> *****
      DO 20 D=1,INT(NOS)
      IF(AD(D).LT.1.0D-5) GO TO 50
      ***** <PHOTOSYNTHESIS IN STRATUM WITH LEAF> *****
      KT(D)=TT(D)/AD(D)
      TTT(D)=DEXP(-1.000*TT(D))
      IF((AD(D)-FA(D,0)).EQ.0.000) GO TO 45
      ***** <40: ACCUMULATION OF PHOTOSYNTHESIS IN A DAY> *****
      DO 40 G=INT(SR),11
      DO 35 N=1,5
      EE=GA*RA(N)*KT(D)*IRATE*I(G)
      PP(D)=PP(D)+GB*DLOG((1.000+EE)/(1.000+EE*TTT(D)))/KT(D)/
      GA*RA(N)*FA(D,N)/AD(D)*2.000
35 CONTINUE
40 CONTINUE
      ***** <LIGHT PENETRATION AND PHOTOSYNTHESIS IN A DAY> *****
45 IRATE=IRATE*TTT(D)
50 II(D)=II(0)*IRATE
      PTT=PTT+PP(D)
20 CONTINUE
      IF(U.EQ.3) GO TO 730
      *****
      IF(UU.EQ.50) GO TO 738
      ***** <STORE OF MAX. AND MIN. DATA> *****
      IF (MT-PTT) 690,735,735
690 MT=PTT
      DO 70100 C=1,5
      MX(C)=AN(C)
70100 CONTINUE
735 IF(UU.EQ.30) GO TO 730
738 IF (PTT-NT) 695,730,730
695 NT=PTT
      DO 70105 C=1,5
      NX(C)=AN(C)
70105 CONTINUE
730 RETURN
      END
      ***** <SUBROUTINE CONV> *****

```



```

SUBROUTINE CONV
"
"  - - - - -TYPE STATEMENT- - - - -
IMPLICIT REAL*8 (A-Z)
"
INTEGER I1,J1,ZC,Z1,Z2
"
COMMON /GRP2/ZZ,ZD
COMMON /GRP3/NOS
"
DIMENSION ZZ(0:151),ZD(0:11)
DIMENSION ZB(0:11),ZC(0:11)
"  - - - - -<SHOKICHI SETTEI> - - - - -
DO 20200 I1=0,11
  ZB(I1)=0.000
  ZC(I1)=0
  ZD(I1)=0.000
20200 CONTINUE
Z1=0.000
Z2=0.000
ZC(0)=-1
ZZ(0)=0.000
ZZ(INT(NOS)+1)=0.000
"  - - - - -<CONVERSION NOS INTO 10 STRATA> - - - - -
DO 20300 J1=1,10
  ZB(J1)=NOS*DBLE(J1)/10.000
  ZC(J1)=INT(ZB(J1))
  ZD(J1)=0.000
DO 20400 I1=ZC(J1-1)+2,ZC(J1)
  ZD(J1)=ZD(J1)+ZZ(I1)
20400 CONTINUE
Z1=ZC(J1-1)+1
Z2=ZC(J1)+1
ZD(J1)=ZD(J1)+(1.000-ZB(J1-1)+DBLE(ZC(J1-1)))*ZZ(Z1)+(ZB(J1)-DBLE-
( -
  ZC(J1))*ZZ(Z2)
20300 CONTINUE
RETURN
END

```

## 本論文に関する公表済文献

### 第1章

土屋英男・木下 収 1983. 水稻の葉層構造と収量の解析 第1報 穂重型, 穂数型両品種について作期, 栽培様式および栽植密度を異にした場合 日本作物学会紀事 52:435-446.

### 第2章

土屋英男・木下 収 1984. 水稻の葉層構造と収量の解析 第2報 稈長の異なる2品種を作期, 栽植密度を異にして単植および混植した場合 日本作物学会紀事 53:249-260.

### 第3章

土屋英男・木下 収 1985. 水稻の葉層構造と収量の解析 第3報 乾田直播栽培において基肥窒素量と苗立の密度を異にした場合 日本作物学会紀事 54:22-31.

### 第4章

Kuroiwa, S. and H. Tsuchiya 1989. Dry matter production in relation to foliage structure. Vegetation structure in relation to carbon nutrient economy, pp. 29-36. 1988 SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.

土屋英男・黒岩澄雄 1982. 水稻の葉層構造と収量との関係 - 草型の異なる2品種の葉傾角を変えた場合 - 日本作物学会紀事 51(別号2):25-26.

### 第5章

土屋英男・堀江 武・市橋秀樹 1990. 水稻群落の光合成に及ぼす葉身傾斜角の影響のモデル解析 1. モデルの開発及び光-光合成曲線の異なる葉群への適用 日本作物学会紀事 59(別号1):182-183.

### 第6章

土屋英男・堀江 武・市橋秀樹 1990. 水稻群落の光合成に及ぼす葉身傾斜角の影響のモデル解析 2. 葉面積指数及び日射が理想型, 逆理想型両草姿に及ぼす影響 日本作物学会紀事 59(別号2):85-86.

土屋英男・堀江 武・市橋秀樹 1991. 水稻群落の光合成に及ぼす葉身傾斜角の影響のモデル解析 3. 光-光合成曲線の立ち上がり角度と光飽和の差異及び下位葉の光合成能力の低下が理想型, 逆理想型草姿に及ぼす影響 日本作物学会紀事 60(別号2):167-168.